# Über
# den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN MATHEMATISCHEN
UND NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER

KAISER-WILHELMS-UNIVERSITÄT STRASSBURG

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

VON

**MARIE-MARTHE RISS**
AUS COLMAR I. E.

MIT 13 TEXTFIGUREN

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1913

# Über

# den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN MATHEMATISCHEN
UND NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER

KAISER-WILHELMS-UNIVERSITÄT STRASSBURG

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

VON

**MARIE-MARTHE RISS**
AUS COLMAR I. E.

MIT 13 TEXTFIGUREN

**Leipzig**
Gebrüder Borntraeger
1913

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548002_0136

## Einleitung.

Seitdem wir wissen, daß das Licht nicht nur einen tropistischen Reiz auf phototropische Organe ausübt, sondern sie auch tonisch beeinflußt, verlangt die Frage nach einer analogen Doppelwirkung der Schwerkraft eine experimentelle Entscheidung. Wir wissen, daß die primäre Reizwirkung beider Kräfte eine ganz verschiedene ist. Das müssen wir vor allem daraus entnehmen, daß man unterschwellige Schwere- und Lichtreize nicht summieren kann, dann auch daraus, daß die Abhängigkeit des Reizvorganges von Außenverhältnissen (z. B. Sauerstoffgehalt der Luft, Ätherwirkung) bei phototropischer Reizung eine ganz andere ist als bei geotropischer Reizung. Doch neben diesen Verschiedenheiten fehlt es auch nicht an weitgehender Übereinstimmung. Die Art des Reizerfolges (Krümmung) teilen beide mit noch anderen Reizen. Eine wichtige Analogie zeigt sich ferner in der Gültigkeit des Reizmengengesetzes für beide Reizwirkungen: Das Produkt aus Intensität und Einwirkungsdauer ist konstant. Eine weitere Analogie zwischen Geo- und Phototropismus ist in folgendem gegeben. Es ist für den Phototropismus nachgewiesen, daß die Befähigung zu positiver oder negativer Reaktion nicht nur von der Natur des gereizten Organs, sondern auch von der zugeführten Reizmenge und deren Verteilung in der Zeit abhängt. Ein analoges Verhalten der Objekte ist chemischen Reizen gegenüber nachgewiesen. Nun ist es auch gelungen, bei Wurzeln, die auf kleine Schwerereize positiv reagieren, durch Steigerung der zugeführten Reizmenge negative Krümmung hervorzurufen (Jost 1912). Alle diese Analogien verstärken die Ver-

mutung, daß die Schwere außer dem tropistischen Reiz auch einen tonischen ausüben könnte. Oltmanns (1897) hat gezeigt, daß vorhergegangene allseitige Belichtung der phototropischen Organe, die Wirkung eines nachträglich induzierten einseitigen Lichtreizes modifiziert: er fand, daß *Phycomyces*-Fruchtträger, die im Dunkeln erzogen sind, nach Reizung durch eine gewisse Lichtstärke, eine negative Krümmung zeigen, während bei Licht aufgewachsene auf denselben Reiz hin eine positive Krümmung aufweisen.

Mit dem Steigen der Belichtungsstärke ist ein immer größerer tropistischer Reiz notwendig zur Erreichung desselben Effektes. Pringsheim (1907) führte in dieser Richtung weitere Versuche aus. Er fand, daß sowohl länger dauernde einseitige Belichtung als vorhergegangene oder nachträgliche allseitige Belichtung die „Stimmung" des phototropischen Objektes beeinflußt; und zwar wirkt die allseitige Belichtung je nach Dauer und Intensität mehr oder weniger hemmend auf einen einseitig induzierten Lichtreiz: die „Stimmung" wird erhöht. Nach Peffer (Phys. II) ist „Stimmung" die Reaktions- und Aktionsfähigkeit der Pflanze und als solche eine Funktion innerer und äußerer Faktoren. Miehe (1902) schlägt vor, anstatt des psychologischen Ausdruckes „Stimmung", den physiologischen „Tonus" zu setzen. „Als Tonus bezeichnen wir den spezifischen Erregungszustand einer Pflanze, ihre „Spannung", d. h. den bestimmten durch äußere und innere Reize bedingten Gleichgewichtszustand, der in jedem Zeitmoment die Reaktionsweise der Pflanze einem gerade studierten primären Reiz gegenüber bestimmt".

Pringsheim hat den Begriff „Stimmung" enger gefaßt. Er sieht in der Reizstimmung „eine spez. Disposition — nicht des Gesamtorganismus, sondern der reizbaren Struktur —, die zum Wesen der Reizbarkeit selbst gehört und gewissermaßen deren Steuerung, je nach den äußeren Verhältnissen übernimmt."

„Die Veränderung der Stimmung ist aufzufassen als eine Beeinflussung der reizbaren Struktur, die die Grundlage irgend eines Teiles der Reizkette, wahrscheinlich der Perzeption, darstellt, durch einen gleichartigen oder ungleichartigen Reiz". Auf welche Art und Weise der tonische Faktor wirkt, ist vorläufig gleichgültig. Es handelt sich vor allem darum, seine Existenz nachzuweisen.

Zur Prüfung der Frage nach dem tonischen Einflusse der Schwerkraft, muß diese so zur Einwirkung gebracht werden, daß

sie keinen tropistischen Reiz ausübt. Es sind zwei Möglichkeiten vorhanden:

a) Die Schwerkraft wirkt quer, abwechselnd auf alle Flanken gleichmäßig, wie bei der Rotation um die horizontale Klinostatenachse;

b) sie wirkt in der Längsrichtung. Wir sehen, daß alle parallelotropen Organe in der Natur, obwohl sie von der Schwerkraft längs getroffen werden, keine tropistische Bewegung zeigen.

Es handelt sich also um folgendes: Ein und derselbe Pflanzenteil soll einmal einseitig und außerdem entweder allseitig oder in der Längsrichtung durch die Schwerkraft gereizt werden. Die Größe der Schwerkraft soll bei beiden Einwirkungsarten variiert werden können, und es soll außerdem möglich sein, diese beiden Einwirkungen gleichzeitig oder nacheinander vor sich gehen zu lassen. Da wir durch Knight, Giltay und Rutten-Pekelharing wissen, daß die Fliehkraft den gleichen Effekt in der Pflanze hat wie die Schwerkraft, können wir letztere durch erstere ersetzen. Dadurch ist die Größenvariation des Reizmittels ermöglicht.

## I. Teil. Allseitige Reizung.

Es werden bei allseitigem Angriff der Schwerkraft folgende Fälle untersucht:

a) Geotropische Organe werden einer allseitigen, senkrecht zur Längsachse angreifenden Fliehkraft ausgesetzt und nachträglich einseitig gereizt;

b) geotropische Organe werden kürzere Zeit einseitig gereizt und nach der Induktion, also während der Latenzzeit und während der sichtbaren Reaktion, einer allseitig wirkenden Schwer- oder Fliehkraft ausgesetzt;

c) geotropische Organe werden gleichzeitig mit einer einseitig und einer allseitig angreifenden Schwer- und Fliehkraft gereizt.

### 1. Material.

Die Versuche wurden in Arbeitsräumen ausgeführt, in denen keine konstante Temperatur herrschte; es werden deshalb nur gleichzeitig angestellte Versuche verglichen. Als Versuchsobjekt

diente die Keimwurzel von *Lupinus albus*. Einige Versuche wurden auch mit Epikotylen von *Vicia faba equina* wiederholt. Die Samen von *Lupinus albus*, von Haage & Schmidt in Erfurt bezogen, zeigten eine ausgezeichnete Gleichmäßigkeit im Keimen. Es wurden stets möglichst gleich große Samen ausgesucht, 16—20 Stunden zum Aufquellen in Wasser gelegt und dann nach Entfernung der Samenschale je nach der Jahreszeit und der gewünschten Länge 24 bis 48 Stunden lang in feuchten Sägespänen großgezogen. Von diesen Wurzeln wurden nur die ganz geraden, deren Spitze auf allen Flanken gleichmäßig konvex war, zu den Versuchen verwendet. Auf diese Art ausgewählte Objekte zeigten bei gleichem Reizanlaß gleichmäßige Reaktion, so daß die Versuchsergebnisse durch individuelle Verschiedenheiten nie getrübt wurden.

## 2. Apparat.

Folgender Apparat erlaubte die Keimwurzeln einer gleichmäßig auf alle Flanken einwirkenden Fliehkraft auszusetzen:

Die Kraft lieferte ein Drehstrommotor von $^1/_8$ Pferdekraft mit 1450 Umdrehungen in der Minute. Ein Lederriemen übertrug die Drehung auf die Achse der Zentrifuge. Die Achse des Motors trug drei Wellen von verschiedenem Durchmesser, die Achse der Zentrifuge fünf verschieden große Scheiben, so daß die Größe der Fliehkraft in weiten Grenzen variiert werden konnte. Kleinere Schleuderkräfte wurden mit Hilfe von weiteren Reduktionstransmissionen hergestellt. An der Achse der Zentrifuge war, senkrecht zu ihrer Richtung, ein Messingkreuz mit vier gleich langen Armen angebracht. Jeder Arm trug in der Entfernung von 15 cm vom Rotationszentrum eine senkrechte Messinghülse, in die eine Glasröhre von 7 cm Länge und 1,9 cm Weite hineinpaßte. Die Messinghülse steckte mit einem Stift in einer Bohrung des Armes und war darin beweglich. Auf diese Weise wurden vier „Nebenachsen“ gewonnen. Der Stift trug unterhalb des Armes eine auf ihm festsitzende Rolle, die durch einen Lederriemen mit einer gleich großen Rolle an der Hauptachse verbunden war. Durch die Drehung der Hauptachse wurde eine Drehung der Nebenachsen hervorgerufen. Da die Rollen der Nebenachsen gleich groß waren und auch mit den Rollen auf der Hauptachse gleiche Größe hatten, entsprach je einer Umdrehung der Hauptachse, eine Umdrehung der Nebenachsen mit den Hülsen (Fig. 1). Die Wurzeln wurden in Korke, die in die Glasröhre paßten, eingeklemmt, bei größeren

Fliehkräften wurden die Kotyledonen mit Gipsbrei an dem Kork befestigt, so daß ein nachträgliches Verschieben aus der gegebenen Stellung unmöglich war. Da die Gläschen zu eng waren, mußten die Kotyledonen zum Teil abgeschnitten werden, was bekanntlich „ohne jede schädliche Nebenwirkung“ geschehen kann. Die Kontrollwurzeln wurden genau so behandelt wie die Versuchspflanzen, nur unterblieb die Reizung durch Rotation. Die Versuchswurzeln standen bei vertikaler Achse des Apparates selbst vertikal, so daß ihre Längsachse mit der Längsachse der sich drehenden Hülsen zusammenfiel. Damit war erreicht, daß alle Flanken der Wurzel gleichmäßig der Fliehkraft ausgesetzt waren. Im Laufe der Versuche lockerten sich die Lederriemchen etwas, so daß nicht ganz genau eine Umdrehung der Hauptachse einer Umdrehung der Hülsen

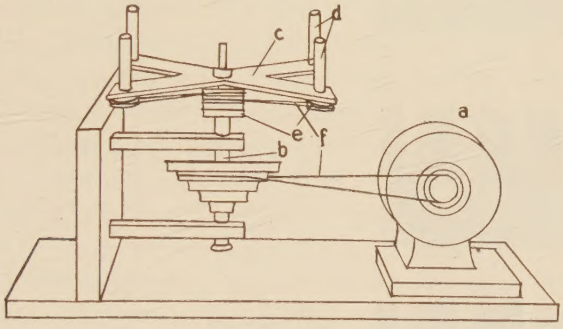


Fig. 1.
a = Drehstrommotor, b = Zentrifugenachse, c = Messingkreuz, d = Messinghülsen, e = Rollen, f = Lederriemen.

entsprach. Jedoch war der Fehler so gering, daß genau eingestellte Wurzeln, mit 64 g 15 Minuten und mit 1 und 0,6 g 2 bis 3 Stunden lang rotiert, nach Aufhören der Rotation keinerlei Krümmung zeigten. Die Zahl der Umdrehungen wurde mittels eines Tourenzählers bestimmt; die Größe der Fliehkraft nach der Formel $f = \frac{r}{t^2} \cdot 4{,}024$ berechnet. (r = Radius in Metern, t = Umlaufzeit in Sekunden).

### 3. Beurteilung der Reizgröße.

Zur Messung des Reizerfolges wird gewöhnlich die Präsentationszeit benutzt; dabei wird also diejenige Zeitdauer ermittelt, während welcher ein Reizanlaß wirken muß, um eine eben merkliche Krümmung als Nachwirkung bei wenigstens 50% der ge-

reizten Pflanzen hervorzurufen. Sind nun aber Präsentationszeitbestimmungen an und für sich nicht Zweck der Untersuchung, sondern soll die Krümmung nur als Maß des Reizerfolges dienen, so ist es vorteilhafter, an Stelle der eben merklichen, eine Krümmung von genau bestimmter Größe ins Auge zu fassen, wie das Arisz tat.

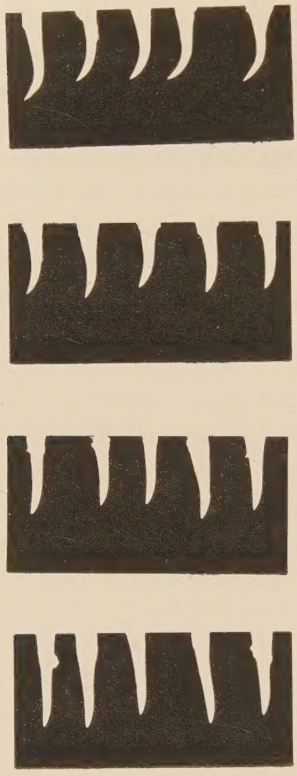


Fig. 2.

Die Keimwurzeln von *Lupinus albus* sind in dieser Hinsicht ein äußerst günstiges Objekt. Ist die Wurzel 1—1,5 cm lang, so zeigt sie ein scharf zugespitztes Ende. Wird sie länger, so zieht sich ihre Spitze schlanker aus. Bei den scharf zugespitzten Wurzeln konnte auch die geringste Krümmung dem Auge nicht entgehen und mit größter Genauigkeit bestimmt werden. Die Stärke der Krümmung wird im Verlauf der Arbeit durch folgende Bezeichnungen ausgedrückt (vgl. Fig. 2):

| Bezeichnung: | Aussehen: obere Flanke | untere Flanke |
|---|---|---|
| 1. „gerade“ | gleichmäß. konvex | gleichmäß. konvex |
| 2. „leicht asymmetrisch“ | stärker konvex | schwächer konvex |
| 3. „gut asymmetrisch“ | stark konvex | gerade |
| 4. „leicht gekrümmt“ | stark konvex | leicht konkav |
| 5. „stark gekrümmt“ | stark konvex | stark konkav. |

Die Präsentationszeit der weißen Lupine wird in der Literatur angegeben zu 5 und 6 Minuten bei 19—20° C. Ich führte folgende Versuche aus:

1. 15 ausgewählte 1—1,5 cm lange Lupinenwurzeln wurden bei 20° C 6 Minuten lang horizontal gelegt und dann vertikal gestellt. Nach 70—80 Minuten zeigten alle eine leichte Krümmung. Zu gleicher Zeit waren Kontrollen horizontal gelegt und so dauernd gereizt worden. Auch diese zeigten nach derselben Zeit dieselbe Krümmung. Nach Verlauf von 80 Minuten nahm die Intensität der Krümmung bei den Versuchspflanzen ab.

2. Es wurden Wurzeln anstatt 6 Minuten nur 4 Minuten horizontal gereizt. Dabei erhielt ich nun nicht einen geringeren Prozentsatz gekrümmter Wurzeln, sondern sie zeigten alle ebenfalls nach 80 Minuten eine Krümmung, und zwar waren sie stark asymmetrisch. Nach dieser Zeit ging die Krümmung wieder zurück.

3. Bei 2 Minuten 30 Sekunden lang gereizten Wurzeln trat nach derselben Zeit auch eine Reaktion auf, die allerdings eine leichte Asymmetrie nicht überschritt, aber bei allen Exemplaren sichtbar wurde. Auch diese leichte Asymmetrie muß als eben merkliche Reaktion bezeichnet werden. Demgemäß müßten wir die Präsentationszeit der weißen Lupine auf 2 Minuten 30 Sekunden herabsetzen. Nun erleichtern aber stärkere Krümmungen die Beobachtung und den Vergleich wesentlich. Ich benutzte deshalb als Maß diejenige Zeit, während welcher ein Reizanlaß wirken muß, um als Nachwirkung eine Krümmung von bestimmter Größe zu erzielen; diese Krümmung mußte innerhalb der normalen Reaktionszeit ausgeführt werden. Unter der normalen Reaktionszeit verstehe ich diejenige Zeit, innerhalb welcher dauernd horizontal gelegte Wurzeln eine entsprechende Krümmungsgröße erreichen.

## 4. Versuche.

### A. Einseitige Induktion mit vorhergehender allseitiger Reizung.

Die Versuchspflanzen wurden längere oder kürzere Zeit hindurch der allseits gleichmäßig einwirkenden Fliehkraft ausgesetzt und nachträglich horizontal gelegt mit Kontrollen, die nicht rotiert waren und sich ebenfalls einzeln in gleichen Glasröhrchen befanden. Die Größe der Fliehkraft variierte zwischen 0,6 und 64 g, die Einwirkungsdauer von 5—90 Minuten. Für jeden Versuch wurden 8 Wurzeln benutzt.

Länge der Wurzeln: 1—2 cm. Temperatur: 19—20° C.

Die Ergebnisse sind in nachfolgender Tabelle zusammengestellt. In der ersten Horizontalreihe ist die Größe der allseitig wirkenden Fliehkraft angegeben, in der zweiten die Dauer der Rotation in Minuten.

| Fliehkraftgröße: | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 64 | 64 | 52,2 | 18 | 18 | 18 | 12,8 | 12,8 | 12,8 | 12,8 | 12,8 | 12,8 | 12,8 | 2,4 | 2,4 | 2,4 | 0,6 | 0,6 g |
| Rotationsdauer: | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5 | 15 | 15 | 15 | 30 | 60 | 5 | 10 | 12 | 15 | 30 | 60 | 90 | 10 | 20 | 60 | 10 | 15 Min. |

Die Reaktion schreitet bei Versuchspflanzen und Kontrollen gleichzeitig vor; die Krümmung wird gleich groß und geht gleichzeitig zurück. Es hat demnach die diffuse Reizung keinen Einfluß auf einen nachträglichen einseitigen Reiz.

Unter den ausgeführten Versuchen zeigten einige Wurzeln schon gleich nach der Rotation, infolge exzentrischer Stellung während derselben eine leichte Krümmung; diese Exemplare wurden nicht weiter beobachtet. Bei einem Versuch mit 12 g allseitig einwirkender Fliehkraft und 30 Minuten Reizdauer zeigten zwei Wurzeln ein verspätetes Auftreten der Reaktion, obwohl sie nach der Rotation gerade waren. Wahrscheinlich hat während der Rotation infolge ungenauer Einstellung eine ungleich verteilte Induktion stattgefunden, die nun die nachträgliche Induktion in der Horizontallage beeinflußte. Entsprechendes erfolgte auch bei drei Exemplaren, die 10 Minuten lang mit 18 g rotiert waren.

Wie wir sahen, beeinflußt eine vorhergegangene diffuse Reizung weder die Reaktionszeit noch den Verlauf der Krümmung bei dauernder Reizung in der Horizontallage. Es besteht nun aber die Möglichkeit, daß durch die dauernde Reizung eine durch die diffuse hervorgerufene Veränderung überdeckt wird. Vielleicht könnte ein Einfluß sichtbar werden, wenn die Wurzeln nach der Rotation nicht dauernd, sondern nur kürzere Zeit geotropisch gereizt werden.

Es wurden deshalb Wurzeln, wie vorhin, rotiert, aber nachträglich nur kurze Zeit horizontal induziert. Zur Beobachtung der Nachwirkung wurden sie teils auf den Klinostaten gebracht, teils vertikal gestellt. Für jeden Versuch wurden je vier Versuchs- und vier Kontrollwurzeln verwandt; letztere waren nicht rotiert.

| Größe der allseitig wirkend. Fliehkraft | 12,8 | 12,8 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 | 0,6 g |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Dauer der Rotation . . . . . | 15 | 15 | 90 | 30 | 15 | 15 | 15 | 15 Min. |
| Dauer der Induktion . . . . . | 8 | 8 | 12 | 12 | 15 | 12 | 10 | 8 „ |

Die Reaktionszeit und der Verlauf der Krümmung ist bei Versuchspflanzen und Kontrollen gleich.

Daraus ist ersichtlich, daß auch Reize, die nur kürzere Zeit hindurch einwirken, durch vorhergegangene diffuse Reizung nicht sichtbar beeinflußt werden. Daß tatsächlich die diffus angreifende Schwerkraft von dem geotropischen Organ perzipiert wird, zeigen die Versuche Dutrochets mit ungleichmäßiger Umdrehung der Klinostatenachse und die Fittings mit schräggestellter Achse. Aus den beiden angegebenen Versuchsreihen folgt demnach: 1. Die Perzeption des diffusen Schwerereizes modifiziert den Effekt einer darauffolgenden Induktion durch einseitig wirkende Schwerkraft in keiner Weise. 2. Ein eventueller tonischer Einfluß der diffusen Schwerkraft hat keine Nachwirkung.

Der Mangel einer Nachwirkung schließt aber keineswegs das Vorhandensein eines tonischen Einflusses während der Rotation aus; denn es könnte ja die Nachwirkung eine sehr kurze sein, wie das zweifellos in anderen Fällen zutrifft. Die durch chemische Stoffe in homogener Lösung hervorgerufene Stimmungsänderung der chemotaktischen Reizbarkeit z. B. tritt nach Pfeffer nicht nur schnell ein, sondern erlischt auch gleich mit Herstellung der früheren Außenbedingungen. Pfeffer sagt: (Unters. 1888, S. 639) „Die fraglichen Stimmungsänderungen gehören also zu den Erfolgen, welche sich mit dem Eingriff des Reizmittels schnell herstellen, aber auch ohne längere Nachwirkung mit Aufhebung der äußeren Ursache vergehen“. Es könnte sich bei der diffusen Schwerkraftwirkung um einen ähnlichen Fall handeln.

## B. Allseitige Reizung nach vorhergegangener einseitiger Induktion.

Es soll nun untersucht werden, ob die vorhergegangene Induktion durch einseitig wirkende Schwerkraft, durch nachträgliche allseitige Reizung beeinflußt wird.

Bei vielen physiologischen Versuchen wird die gleichmäßige Rotation am Klinostaten angewandt; so besonders bei Untersuchung der Nachwirkung von Reizen. In diesen Fällen handelt es sich um eine allseitige Einwirkung der Schwerkraft nach einer vorhergegangenen tropistischen Induktion. Es ist deshalb wichtig, den Einfluß der allseitigen Reizung auf den vorher induzierten

tropistischen Reiz näher zu untersuchen. In der Literatur finden wir Angaben, daß Objekte, die am Klinostaten rotiert werden, eine intensivere Nachwirkung zeigen als solche, die nach der Induktion vertikal gestellt werden. Eine Erklärung dafür gibt die Überlegung, daß auf dem Klinostaten dem Fortschreiten der Krümmung nichts im Wege steht als der Autotropismus, während bei vertikal stehenden Objekten mit Beginn der Krümmung sofort ein neuer geotropischer Reiz zur Geltung kommt, der die Wirkung des ursprünglichen abschwächen muß. Diese Erklärung kann aber nicht genügen. Rutten-Pekelharing fand auf dem Klinostaten nicht nur intensivere Krümmung, sondern auch eine Verkürzung der Reaktionszeit gegenüber den vertikal gestellten Objekten. Sie bemerkt (§ 59), daß vielleicht die vertikal gestellten „Pflänzchen einen Reiz empfinden, der, wie gering auch, einen störenden Einfluß auf den früher induzierten Prozeß ausübt". Dies wäre aber nur eine Erweiterung der vorher erwähnten Annahme; denn nach den Versuchen von Polowzow ist es sehr wahrscheinlich, daß die Abweichung aus der Vertikallage nach einer minimalen Zeit erfolgt, und da, wie Fitting zeigte, schon sehr geringe Abweichungen aus der Vertikallage als Reiz empfunden werden, könnte die Verlängerung der Reaktionszeit, die auch Guttenberg und Wiesner beobachtet haben, nur dadurch bedingt sein, daß die auftretende Krümmung sich infolge der Gegenwirkung nur langsam entwickelt. Es ist aber auch denkbar, daß die Sache sich ganz anders verhält: Es kann die in der Längsachse angreifende Schwerkraft auf irgend eine Art den vorher induzierten Vorgang bei den vertikal stehenden Wurzeln hemmen; oder zweitens, es kann die allseitig auf alle Flanken gleichmäßig einwirkende Schwerkraft beschleunigend wirken bei den rotierten Wurzeln. Dann wäre der frühere Beginn der Reaktion sowie die größere Krümmungsintensität nicht nur bedingt durch das Fehlen der einseitig wirkenden Schwerkraft, sondern:

a) Durch das Fehlen der Schwerkraftwirkung in der Längsrichtung, oder

b) durch die allseitig angreifende Schwerkraft.

Das Experiment muß entscheiden, welcher von den beiden Faktoren hier in Betracht kommt, oder ob es sich vielleicht um eine resultierende Wirkung beider handelt.

Die Versuchsanordnung blieb dieselbe wie bei den vorigen Versuchen. Versuchs- und Kontrollwurzeln wurden in der Horizon-

tallage exponiert. Nach der Induktion wurden die Kontrollen vertikal gestellt, die Versuchspflanzen ebenfalls, und letztere wurden zugleich einer allseits angreifenden Fliehkraft ausgesetzt. Diese wirkte also während der Latenzzeit und während der sichtbaren Reaktion. Der einzige Unterschied zwischen Versuchs- und Kontrollwurzeln bestand in der Rotation. Bei einigen Versuchen wurde so lange rotiert, bis die Krümmung wieder ausgeglichen war.

Länge der Wurzeln: 1—1,5 cm. Temperatur: $17^1/_2$—$21^0$ C.

In der folgenden Tabelle ist in der ersten Horizontalreihe die Größe der allseitig wirkenden Fliehkraft angegeben, in der zweiten die Dauer der Induktion in der Horizontallage in Minuten.

| Fliehkraftgröße: | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1,47 | 1,47 | 1,47 | 1,47 | 1,47 | 1,47 | 8,8 | 8,8 | 8,8 | 8,8 | 13,5 | 14,5 | 14,5 | 33,75 | 33,75 | 33,75 |
| Induktionsdauer: | | | | | | | | | | | | | | | |
| 12 | 8 | 8 | 8 | 8 | 6 | 10 | 8 | 6 | 4 | 8 | 12 | 12 | 10 | 8 | 5 Min. |

Die Reaktion der Versuchs- und Kontrollpflanzen war in allen Fällen gleich und zwar waren die

Wurzeln von Versuch 1, 7, 12, 13, 14 leicht gekrümmt;
„ „ „ 2, 3, 4, 5, 8, 11, 15 gut asymmetrisch;
„ „ „ 6, 9, 10, 16 zeigten keine Krümmung.

Diese Versuchsreihe ergibt folgendes:

Setzen wir geotropisch gereizte Wurzeln in Vertikalstellung einer allseits angreifenden Fliehkraft von ungefähr 1,5 - 34 g aus, so fällt die Krümmung nicht intensiver aus als bei den Kontrollen, und die Reaktionszeit wird nicht geändert. Der tatsächlich beobachtete verschiedene Ausfall der Reaktion bei Anwendung der Klinostatendrehung kann also nicht in einem beschleunigenden Einfluß der diffusen Reizung bestehen, sondern es muß die Aufhebung der Schwerkraft in der Längsrichtung für ihn verantwortlich gemacht werden. Zugleich sagen die Versuche aus, daß eine eventuelle tonische Wirkung der Schwerkraft die motorische Phase eines geotropischen Vorganges nicht sichtbar beeinflußt.

## C. Allseitige Reizung und gleichzeitige einseitige Induktion.

### 1. Apparat.

Zur Untersuchung der Frage, wie nun aber die gleichmäßige Rotation auf eine gleichzeitig stattfindende Induktion durch einen

einseitigen Schwerereiz wirkt, wurde folgender Apparat benutzt. Die Achse der Zentrifuge wurde horizontal gelegt. Sie trug wie bei der vorigen Anordnung das Messingkreuz, aber ohne Hülsen und Rollen. Ein Arm des Kreuzes wurde mit dem gleich langen Arm einer zweiten Achse durch einen 1 m langen Holzstab verbunden (Fig. 3). Wurde nun die Achse der Zentrifuge durch den Motor in Bewegung gesetzt, so drehte sich auch die zweite Achse, und beide verbindend, behielt der Holzstab stets seine horizontale Lage bei. Ein jeder Punkt des Stabes beschrieb einen Kreis vom selben Durchmesser, 30 cm. An dem Stab waren zwei Blechkästchen von der Größe 10×6×5 cm mit Bügeln befestigt. Die Öffnung des Kästchens lag auf der vorderen Seite, so daß ein genau passender Kork leicht hineingeschoben werden konnte. In dem Kork verliefen auf der

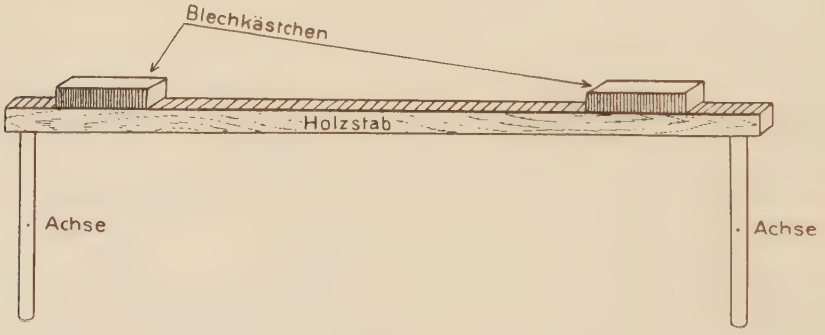


Fig. 3.

Innenseite drei horizontale Rinnen, in die je 4—5 Keimlinge mit ihren Kotyledonen festgeklemmt werden konnten. Außerdem wurden die Kotyledonen mit je zwei verzinnten Nadeln festgesteckt. Die Wurzeln lagen im Kästchen horizontal, so daß stets die eine bestimmte Flanke der Erde zugekehrt und dauernd während der Rotation der Schwerkraft ausgesetzt war.

### 2. Über die Beziehungen beider Kräfte zueinander.

Überlegen wir uns nun, auf welche Weise eine derart mit einer beliebig großen Fliehkraft (ng) rotierte Wurzel tropistisch gereizt wird. Dazu denken wir uns die kontinuierliche Rotation durch eine intermittierende ersetzt. Die Kreise (Fig. 4) stellen die Wurzel im Querschnitt dar; r sei die rechte, l die linke Flanke. Die Wurzel verweilt gleich lange Zeit in den Lagen I, II, III, IV.

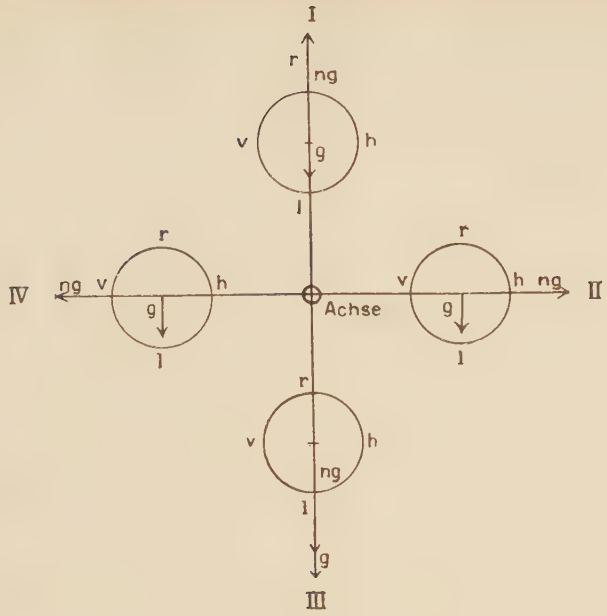
I
r
ng
v
h
g
l
IV
ng
v
h
g
l
Achse
v
h
ng
g
l
II
r
v
h
ng
l
g
III

Fig. 4.

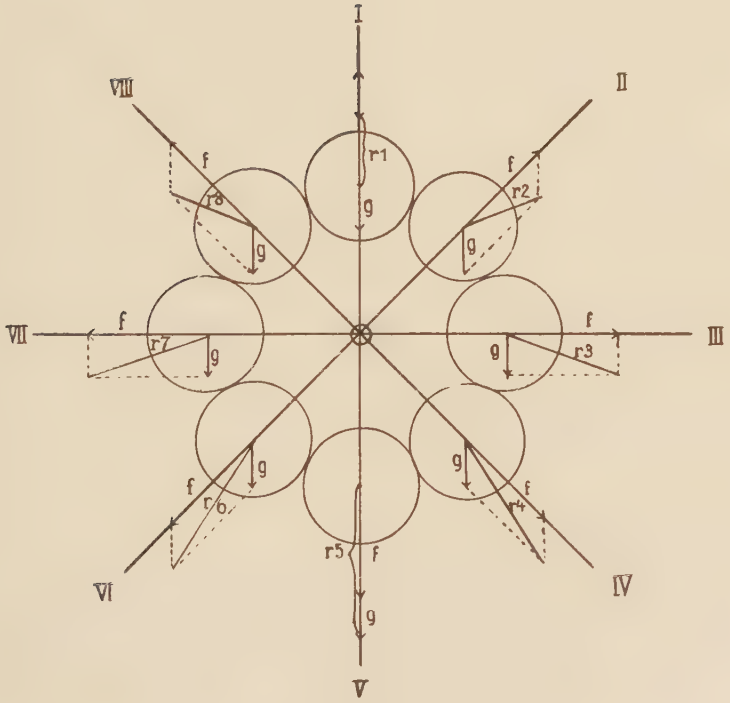
I
VIII
II
VII
III
VI
IV
V
r1
r2
r3
r4
r5
r6
r7
r8
f
g

Fig. 5.

In Lage II und IV wirkt die Schwerkraft auf Flanke l; rechtwinklig dazu greift die Fliehkraft an und zwar in den Lagen II und IV abwechselnd vorn und hinten; die richtende Wirkung der Fliehkraft wird sich also in diesen beiden Lagen aufheben.

Untersuchen wir nun die Größe der Kraft, die auf die Flanke l wirkt, in den antagonistischen Quadranten I und III. In Lage I wirkt die Kraft $(1-n)g$, in III $(1+n)g$, auf beide Seiten zusammen wirkten also 2 g; der Effekt ist derselbe, wie wenn 1 g in III und I wirkte, also in jedem Quadranten 1 g auf die Flanke l.

Zu demselben Resultate gelangen wir auch, wenn wir die Flieh- und Schwerkraft nicht gesondert betrachten, sondern die Resultanten beider verfolgen (Fig. 5).

Die Resultanten sind mit r bezeichnet. Wir kombinieren nun die Resultanten von je zwei entgegengesetzten Stellungen. Die Wirkung von $r_1$ und $r_5$ wird gleich ihrer Resultante sein, also hier gleich 2 g, da $r_1$ und $r_5$ entgegengesetzt gerichtet sind und ihre Differenz 2 g beträgt. In den Stellungen II und VI wirken $r_2$ und $r_6$. Aus nebenstehender Fig. 6 ist ersichtlich, daß auch hier die resultierende Kraft 2 g entspricht und in der Richtung der Schwerkraft wirkt. Dasselbe gilt auch für die Kräfte $r_3$ u. $r_6$ und $r_4$ u. $r_8$: In je einer von zwei antagonistischen Lagen wirken auf die untere Flanke der Wurzel 2 g mehr als auf die obere und das hat den gleichen Effekt, wie wenn in jeder Lage 1 g einwirkte.

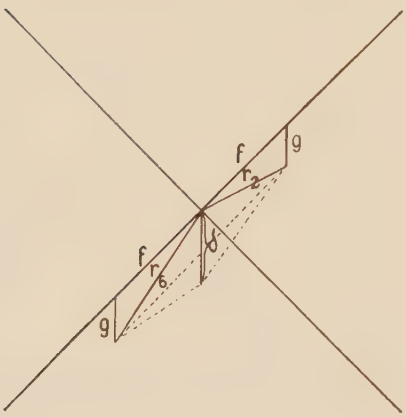


Fig. 6.
f = Fliehkraft, g = Schwerkraft, r = Resultante, d = Diagonale des Parallelogramms $r_2$ u. $r_6$.

### 3. Versuche.

#### a) Mit dauernder Reizung.

Es wurde zuerst die Reaktionszeit und der Verlauf der Krümmung bei dauernder Einwirkung der allseitigen und der einseitigen Kraft untersucht. Länge der Wurzeln 1—2 cm. Temperatur $17^1/_2$—$20^0$ C.

Die erste Reihe gibt die Größe der allseitig wirkenden Fliehkraft an, die zweite die Größe der einseitig wirkenden Schwerkraft.

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fliehkraft . . | 2,4 | 6,84 | 8,8 | 8,8 | 12,15 | 19,2 | 19,2*) |
| Schwerkraft . | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

*) Der letzte Versuch wurde mit *Faba*-Epikotylen ausgeführt.

Die Größe der Krümmung und die Reaktionszeit sind bei den Versuchspflanzen und den Kontrollen gleich. Die Kontrollwurzeln lagen horizontal, so daß auch auf sie 1 g einseitig wirkte.

Wie die Versuche zeigen, erfährt weder die Reaktionszeit, noch die Größe der Krümmung eine Veränderung, wenn während der Induktion durch einseitigen Reiz dauernd mit Kräften von 2,4—19 g rotiert wird.

b) Mit kurzer Reizung.

Es wurde nun untersucht, ob die Größe und der Beginn der Nachwirkung beeinflußt wird, wenn die Objekte nach kurzer Versuchsdauer vertikal gestellt wurden.

Temperatur 18—19½° C.

In der ersten Reihe ist die Größe der allseitig wirkenden Fliehkraft angegeben, in der zweiten die der einseitig wirkenden Schwerkraft, in der dritten die Dauer der Reizung in Minuten.

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fliehkraft . . . | 8,8 | 8,8 | 8,8 | 8,8 | 19,2 | 19,2 | 19,2 | 19,2 | 19,2 |
| Schwerkraft . . | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Dauer d. Reizung | 12 | 7 | 5 | 4 | 12 | 8 | 5 | 5 | 4 |

Die Größe der Krümmung und die Reaktionszeit sind bei den Versuchswurzeln und Kontrollen gleich und zwar waren

bei Vers. 1, 2, 3, 5, 6 die Wurzeln leicht gekrümmt nach 60 Min.;
„ „ 7 nach 60 Minuten asymmetrisch;
„ „ 4, 8, 9 zeigten weder Versuchs- noch Kontrollwurzeln eine Krümmung.

Wir sehen, daß die allseitige Reizung bei kürzerer Reizdauer keinen Einfluß auf die Größe und den Beginn der Nachwirkung hat.

Dauernde Affektion der geotropischen Pflanze durch diffusen Schwereeireiz hemmt also nicht die Perzeption des gleichzeitig einwirkenden einseitigen Reizes, noch beeinflußt sie sichtbar irgend ein anderes Glied der geotropischen Reizkette. Durch eine Druckwirkung, hervorgerufen durch eine allseitige Fliehkraft von 2 – 20 g, wird die Empfindlichkeitsschwelle für die Druckwirkung, veranlaßt

durch die einseitig angreifende Schwerkraft g, nicht verschoben, weder nach der positiven noch nach der negativen Richtung.

Diese Versuche beweisen das Fehlen eines tonischen Einflusses der quer angreifenden Schwerkraft.

## Diskussion der Ergebnisse des I. Teiles.

Wir sind von der Vermutung ausgegangen, daß die Schwerkraft, analog dem Licht, außer der tropistischen auch eine tonische Wirkung ausüben könnte. Ziehen wir nun einen Vergleich zwischen allseitiger Lichtreizung und allseitiger Schwerereizung, so ergibt sich ein wesentlicher Unterschied in den Erfolgen. Pringsheim hat gezeigt, daß durch allseitige Belichtung eines phototropischen Organs die Reaktion auf einen darauffolgenden einseitigen Lichtreiz beeinflußt wird. Und zwar wird sie gehemmt. Dieselbe Hemmung zeigt sich, wenn die Pflanze nach der Induktion durch den einseitigen Reiz allseitig belichtet wird; ja, es kann sogar negative Reaktion eintreten. Die Schwerkraft hingegen, die vor oder nach einer Induktion durch einen einseitigen Schwerereiz allseitig gleichmäßig angreift, ist ohne jeden sichtbaren Einfluß auf die Reaktionsfähigkeit: wir können ein geotropisches Organ mit Schleuderkräften von weniger als 1 g bis weit über 1 g (60 g) diffus reizen, ohne daß dadurch der Effekt eines nachträglich induzierten Schwerereizes geändert wird. Dieselbe Wirkungslosigkeit hat der diffuse Reiz, wenn er erst einsetzt, nachdem die Pflanze tropistisch gereizt worden ist: die Reaktion der rotierten Exemplare beginnt gleichzeitig mit den nicht rotierten und erreicht dieselbe Höhe. Wenn auf dem Klinostaten die geotropische Krümmung früher beginnt und intensiver wird, so kann dafür jedenfalls nicht der diffuse Schwerereiz verantwortlich gemacht werden.

Nun kennen wir aber eine sichtbare Reaktion, die, nach der Annahme einiger Forscher, durch den diffusen Angriff der Schwerkraft ausgelöst wird: die Beschleunigung (event. Wiederaufnahme) des Wachstums einiger Grasknoten bei gleichmäßiger Rotation um die horizontale Achse. Vielleicht gilt Ähnliches für *Hippuris* (nach Luxburg). Für andere Objekte konnte eine derartige Wirkung nicht nachgewiesen werden. Schwarz untersuchte Keimwurzeln von *Vicia Faba*, *Pisum sativum*, Hypokotyle von *Helianthus annuus*, *Lupinus luteus*, *Cucurbita pepo;* Elfving Keimwurzeln von

*Pisum*. Beide Forscher kamen zu demselben negativen Resultat: bei gleichmäßiger Rotation um die horizontale Klinostatenachse findet keine merkliche Wachstumsänderung statt. Daß diese Pflanzenorgane sich anders verhalten als die Grasknoten, erklärt Elfving mit der Annahme, „daß die Schwerkraft einen Einfluß auf das Wachstum in der Weise ausübe, daß das Längenwachstum der Unterseite (bei negativ geotropischen Organen) in demselben Grade gesteigert, als das der Oberseite beeinträchtigt wurde", während beim Grasknoten die Wachstumsförderung der einen Seite größer sein muß als die Wachstumshemmung der Gegenseite: die Folge davon ist ein allseitig gesteigertes Längenwachstum bei Rotation am Klinostaten. Dazu bemerkt Pfeffer, daß für die Wiederaufnahme des Wachstums auch die Aufhebung der Schwerewirkung in der Längsrichtung verantwortlich gemacht werden könne. Ohne weiter auf die Vermutung einzugehen, sei erwähnt, daß eine experimentelle Entscheidung möglich ist: Lassen wir Grasknoten in der Vertikallage derart rotieren, daß die Schwerkraft in der Längsrichtung angreift, und eine Fliehkraft von der Größe 1 g (bis n g) allseitig einwirkt, so muß, wenn Pfeffer recht hat, die Wiederaufnahme des Wachstums unterbleiben. Wegen Mangel an gutem Material habe ich diese Versuche noch nicht ausgeführt.

Betrachten wir nun das Ergebnis der Rotationsversuche mit gleichzeitig stattfindender einseitiger Induktion näher. Wir haben gesehen, daß eine diffus wirkende Kraft (von 2—20 g ungefähr) den Effekt einer einseitig angreifenden Kraft (von 1 g) nicht beeinflußt. Daraus müssen wir schließen, daß durch die Perzeption des allseitigen Reizes die Empfindlichkeit für den einseitigen nicht geschwächt wird, mit anderen Worten, daß das Webersche Gesetz hier keine Gültigkeit hat.

Man könnte nun aber einwenden, daß bei schneller Rotation gar keine Perzeption der allseitig angreifenden Kraft erfolgt; der Nachweis, daß bei diffusem Angriff der Schwerkraft Perzeption stattfindet, gilt vorläufig nur für verhältnismäßig langsame Rotation. Nun wissen wir aber, daß die Wirkung intermittierender Reizung, um die es sich ja auch bei gleichmäßiger Rotation handelt, nicht von der Dauer der Einzelreize, sondern von ihrer Summe abhängt. Die Summe aber wird bei schneller Rotation nicht geringer, da die Einzelimpulse um so stärker werden und schneller aufeinander folgen, je größer die Geschwindigkeit der Rotation ist.

Aber es ist nicht einmal nötig, daß der Einzelreiz perzipiert wird, damit schließlich Perzeption stattfindet. Dies ist aus folgenden Überlegungen zu ersehen:

Die Annahme, daß die primäre Wirkung der Schwerkraft eine rein physikalische ist, nämlich eine Druckwirkung, wird allgemein geteilt. Beruht nun die Druckwirkung z. B. in einer Kompression des Plasmas, so wird diese jedenfalls langsamer ausgeglichen als verursacht; denn es handelt sich ja nicht um vollkommen elastische Körper (Chwolson, Lehrb. d. Physik, Bd. I, S. 752). Es kann sich also die rein physikalische Wirkung des zweiten Druckes dem erst teilweise ausgeglichenen ersten Druck addieren u. s. f. Durch eine solche Summation der rein physikalischen Druckwirkung müssen schließlich Erregung und weitere physiologische Veranderungen, die zur Reaktion führen, eingeleitet werden können. Das heißt: Die kürzeste Dauer eines Einzelreizes bei intermittierender Reizung muß nicht der „Perzeptionszeit“ entsprechen, sondern kann kürzer sein; erforderlich ist nur, daß wenigstens die Druckwirkungen sich summieren.

## II. Teil. Längsreizung.

### A. Über die Wirkung der Längskraft.

#### 1. Literatur.

Wir wenden uns zu der Frage, wie die Schwerkraft auf die Pflanze einwirkt, wenn ihre Richtung mit der Längsachse des geotropischen Organs zusammenfällt. Es stehen sich hier zwei Ansichten entgegen. Noll (1892) sieht in der Ruhelage, d. h. in der Lage, in der die Längsachse eines orthotropen Organs mit dem Erdradius zusammenfällt, eine in bezug auf die Schwere reizlose Lage. In seiner „Heterogenen Induktion“ sagt er z. B.: „Steht das Organ aufrecht, fällt somit die Richtung der Gravitation mit seiner Längsachse zusammen, dann wirkt die Schwere überhaupt nicht als Reiz ein“. Pfeffer (1893) hingegen vertritt die Ansicht, daß auch in der „Ruhelage“ der Schwerkraftreiz fortbesteht. Eine diesbezügliche Stelle sei aus dem Vortrag „Die Reizbarkeit der Pflanzen“ zitiert: „Wenn bei genügend schneller Aufeinanderfolge elektrischer und mechanischer Reize der tetanisierte Muskel im verkürzten, die Blätter von *Mimosa pudica* umgekehrt im ausgebreiteten Zustand sich erhalten, so erkennt dieses jedermann als einen Erfolg

des fortdauernden Reizes resp. Reizzustandes an. Ebenso ist es ein Erfolg z. B. des andauernden geotropischen Reizes, daß sich Seitenwurzeln, Blätter usw. in der üblichen Stellung befinden, die tatsächlich mit Eliminierung dieses Reizes einer anderen Gleichgewichtslage Platz macht. Es ist also jedenfalls Unrecht, anzunehmen, daß nach der Überführung in die Ruhelage der geotropische Reiz aufhört[1]). Denn daß er faktisch auch in der orthotropen Hauptwurzel nach der Vertikalstellung fortwirkt, ergibt sich nicht nur aus obigem, sondern auch aus der Tatsache, daß infolge der in der Wurzel tätigen Eigenrichtung eine soeben begonnene Krümmung rückgängig wird, wenn der Schwerkraftreiz aufgehoben wird. Die soeben an einem Beispiel entwickelten Prinzipien gelten allgemein und die übliche Vorstellung, welche ein Aufhören der Schwerkraftreizung mit der Erreichung der Gleichgewichtslage annimmt, ist nicht zulässig und muß in allen den Fällen irrig sein, in welchen mit der Eliminierung der konstanten Reizung eine Verschiebung der bisherigen Gleichgewichtslage eintritt".

Kann man sich auch der Logik der Pfefferschen Erörterungen nicht verschließen, so fehlen doch bisher experimentelle Erfolge, die zu ihrer Stütze dienen könnten. Diese Lücke soll im folgenden ausgefüllt werden.

Greifen wir zuerst zurück auf einige ältere Angaben über den Einfluß der Schwerkraft in der Längsrichtung.

In seinem Lehrbuch spricht Sachs vermutungsweise aus, daß die Schwerkraft nur dann beschleunigend auf das Wachstum wirkt, wenn ihre Richtung mit der Längsachse des (parallelotropen) Organs einen Winkel bildet. Zu Resultaten, die diese Vermutung nicht bestätigen, führten einige Versuche von N. J. C. Müller (1871). Er untersuchte, ob einer Verstärkung der in der Längsrichtung wirkenden Kraft eine Veränderung der Wachstumsschnelligkeit entspricht. Er kam zu dem Resultat, daß parallel zur Längsachse eines Organs (er untersuchte Keimwurzeln) angreifende Zentrifugalkraft eine Wachstumbeschleunigung hervorrufe, der Abstand des Objektes vom Rotationszentrum aber von keinerlei Einfluß auf die Größe des Zuwachses sei. Diese sich widersprechenden Angaben veranlaßten Fr. Schwarz (1881) die Frage durch neue Versuche zu lösen. Er untersuchte neben Keimwurzeln auch Hypokotyle und Stengel. Die in der Längsrichtung angreifende

1) Von mir gesperrt.

Zentrifugalkraft variierte er von 0—30 g. Auf Grund dieser Versuche kommt er zu dem Schluß, daß durch die Einwirkung der Schleuderkraft oder Aufhebung der Schwerkraft in der Längsrichtung das Wachstum nicht verändert wird. Unabhängig von Schwarz kam auch Elfving (1880) zu demselben Resultat. Nach diesen Versuchen kann als sicher angenommen werden, daß durch eine in der Längsrichtung wirkende Kraft das Wachstum weder Beschleunigung noch Hemmung erfährt. Andererseits liegen doch einige Beobachtungen vor, nach denen die Schwerkraft, wenn sie invers wirkt, das Längenwachstum retardiert. Diese Beobachtung machte Richter (1894) an der umgekehrten Hauptachse von *Chara*, Elfving (1880) an invers gestellten Fruchtträgern von *Phycomyces nitens*, Vöchting (1880) an Trauerweiden und Hering (1904) sowohl an negativ geotropischen Sprossen mono- und dikotyler Keimpflanzen, als an positiv geotropischen Keimwurzeln. Es übt demnach die Schwerkraft, wenn sie in der Längsrichtung wirkt, nur bei Inversstellung der geotropischen Organe, nicht aber in der normalen Ruhelage einen Einfluß auf das Längenwachstum aus. Daraus geht aber noch nicht hervor, daß ein in normaler Ruhelage befindliches Organ keinerlei Beeinflussung durch die Schwerkraft erfährt. Eine solche könnte ja in anderer Weise als gerade in einer Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit sich geltend machen. Es besteht z. B. die Möglichkeit einer tonischen Wirkung, wie wir sie bei homogenen Lösungen oder bei allseitiger Belichtung finden. Oder aber, es könnte sich um ein Analogon zu den von Fitting (1903) bei gewissen Ranken aufgedeckten Erscheinungen handeln. Wir wissen, daß Cucurbitaceen-Ranken, auf der Unterseite gereizt, eine Wachstumsbeschleunigung erfahren und sich im Sinne der gereizten Seite einkrümmen. Wachstumsbeschleunigung und Krümmung unterbleiben aber, wenn zugleich die Oberseite der Ranke gereizt wird. Ein Kontakt der Oberseite allein ruft keine sichtbare Reaktion hervor; daß dennoch die Berührung als Reiz empfunden wird, schließen wir daraus, daß sie imstande ist, den auf die Gegenseite ausgeübten Reiz zu hemmen. Ebenso könnte nun auch die Schwerkraft von einem orthotropen Organ in der „Ruhelage“ perzipiert werden, also etwa als Hemmungsreiz wirksam sein.

### 2. Methode.

Zur Prüfung der Schwerkraftwirkung bei einem Angriff in der Längsachse des Objektes (es handelt sich nur um parallelotrope

Organe) ist dieselbe Methode verwendbar, wie bei den im I. Teil erwähnten Rotationsversuchen. Das zu untersuchende Objekt wird einer längswirkenden Schwer- oder Fliehkraft ausgesetzt und gleichzeitig wird ein einseitiger Schwerereiz senkrecht zur Längsachse ausgeübt. Aus dem Ausfall der Reaktion bei Variation der in der Längsrichtung angreifenden Kraft und Beibehaltung eines konstanten und einseitigen Reizes können wir dann auf die Wirkung der Längskraft schließen. Denn lasse ich auf ein Organ in seiner Längsachse o g oder n g einwirken, bei gleichem einseitigen Reiz, so muß, falls die Längskraft nicht wirkungslos ist, der Effekt in beiden Fällen verschieden sein.

### 3. Apparat.

Der Apparat bestand aus dem Motor und der Zentrifuge, die S. 4 beschrieben sind. Die Achse konnte horizontal oder vertikal aufgestellt werden. Sie trug einen mit Deckel versehenen Blechkasten von 30 cm Durchmesser und 3 cm Höhe. Ein 2 cm breiter Gummiring wurde so um den Rand des Kastens gespannt, daß ein Teil darüber hinausragte und, infolge seiner Elastizität sich zusammenziehend, ihn etwas überdeckte. Es wurde dadurch erreicht, daß das im Blechkasten zur Wahrung guter Feuchtigkeitsverhältnisse befindliche Wasser nicht herausgeschleudert wurde. Auf dem Boden des Kastens konnten zwischen Metallstreifen Korke in der Richtung der Radien geklemmt werden. Auf diese wurden die Objekte mittels Wasserwage und eines vom Zentrum gespannten Fadens genau in den Radius und horizontal festgesteckt. Dieser Blechkasten wurde nur für die ersten orientierenden Versuche benutzt. Bei allen anderen Versuchen kam ein höherer Blechkasten (5 cm) zur Verwendung, in dem die Keimlinge, auch wenn sie parallel zur Achse aufgestellt werden sollten, Platz fanden. Auf dem Boden dieser Trommel verliefen in den Radien acht Ausschnitte, 5 cm lang und 0,5 cm breit; zu jedem Ausschnitt gehörte ein Blechdöschen von $6 \times 2 \times 1$ cm, in das ein Kork eingeklemmt war. Es trug unten eine Schraube, die in dem Ausschnitt bewegt werden konnte. Mit Hilfe einer Schraubenmutter wurde das Blechdöschen am Boden der großen Trommel befestigt. So konnte die Entfernung vom Zentrum und die Richtung zum Radius leicht geändert werden. Auch hier wurde der Rand der Blechtrommel mit Filtrierpapier ausgeschlagen, und dieses wurde durch in der Trommel befindliches Wasser stets feucht erhalten. Der vorher erwähnte

Gummiring verhinderte ein Herausschleudern des Wassers. Die Ausschnitte wurden, soweit sie von den Blechdöschen nicht verdeckt waren, mit feuchter Watte zugestopft.

Die Vorbereitung des Materials geschah wie bei den Rotationsversuchen.

## 4. Versuche.

### a) Versuche mit dauernder Reizung.

Es wurde der Einfluß der Schwerkraft bei dauernder Längsreizung untersucht.

Dazu wurden die Versuchswurzeln in der Richtung des Radius auf der horizontalen Scheibe festgesteckt; ihre Spitze war nach außen gerichtet. Es befand sich also die Wurzel in bezug auf die Zentrifugalkraft in stabiler Ruhelage, zur Schwerkraft aber in der optimalen Reizlage. Die Kontrollwurzeln lagen einfach horizontal, so daß in der Längsrichtung keine Kraft auf sie einwirkte; senkrecht zur Organachse wirkte die Schwerkraft einseitig.

Für jeden Versuch wurden 8 Versuchs- und 8 Kontrollwurzeln verwendet von 1 — 1,5 cm Länge. Die Temperatur schwankte zwischen 17 und 20° C.

| Lfd. Nr. | Größe der Fliehkraft in der Längsrichtung | Einwirkungsdauer Minuten | Reaktion der Versuchswurzeln | Reaktion der Kontrollen |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 106,0 g | 120 | gerade | stark gekrümmt |
| 2 | 84,0 g | 120 | gerade | desgl. |
| 3 | 80,0 g | 120 | gerade | desgl. |
| 4 | 16,3 g | 60 | gerade | leicht gekrümmt |
| | | 75 | gerade | stärker gekrümmt |
| | | 90 | gerade | desgl. |
| | | 120 | gerade | stark gekrümmt |
| 5 | 15,9 g | 110 | gerade | gekrümmt |
| 6 | 10,0 g | 110 | gerade | desgl. |
| 7 | 10,0 g | 90 | gerade | desgl. |
| 8 | 10,0 g | 120 | gerade | desgl. |
| 9 | 9,0 g | 60 | gerade | leicht gekrümmt |
| 10 | 9,0 g | 60 | gerade | leicht gekrümmt |
| | | 100 | gerade | stärker gekrümmt |
| | | 120 | gerade | stark gekrümmt |
| | | 150 | gerade | desgl. |
| 11 | 6,68 g | 60 | gerade | leicht gekrümmt |
| | | 120 | gerade | desgl. |

Fortsetzung der Tabelle.

| Lfd. Nr. | Größe der Fliehkraft in der Längsrichtung | Einwirkungsdauer Minuten | Reaktion der Versuchswurzeln | Reaktion der Kontrollen |
|---|---|---|---|---|
| 12 | 2,17 g | 30 | gerade | gerade |
| | | 60 | asymmetrisch | leicht gekrümmt |
| | | 120 | leicht gekrümmt | stärker gekrümmt |
| 13 | 1,90 g | 30 | gerade | asymmetrisch |
| | | 60 | gerade | leicht gekrümmt |
| | | 90 | leicht gekrümmt | desgl. |
| 14 | 1,00 g | 60 | gerade | asymmetrisch |
| | | 120 | um 45° gekrümmt | um 45° gekrümmt |
| | | 200 | desgl. | „ 90° „ |
| 15 | 0,96 g | 30 | gerade | asymmetrisch |
| | | 60 | leicht gekrümmt | leicht gekrümmt |
| 16 | 38 g *Faba*-Epikotyle 2,5—3,5 cm lang | 90 | gerade | leicht gekrümmt |
| 17 | 8,3 g | 90 | gerade | leicht gekrümmt |

Wir sehen aus diesen Versuchen, daß bei dauernder Längsreizung die Reaktion je nach der Größe der Fliehkraft entweder gar nicht, oder verspätet auftritt.

Man könnte vielleicht versuchen, diese Ergebnisse auf folgende Weise zu erklären: Wirken zugleich zwei Kräfte unter einem Winkel zur Organachse ein, so stellt sich die Pflanze bekanntlich in die Diagonale des Parallelogramms ein, dessen Seiten der Größe und Richtung der Kräfte entsprechen. Bei den mitgeteilten Versuchen wirkt nur die Schwerkraft unter einem Winkel, während die Richtung der Fliehkraft mit der Richtung der Organachse zusammenfällt. Falls nun die Längskraft unwirksam ist, wird sich die geschleuderte Wurzel wie die Kontrollen im Sinne der einseitig und senkrecht wirkenden Schwere krümmen.

Tritt nun die Krümmung ein, dann wirkt auch die Fliehkraft unter einem Winkel zur Organachse und zwar der Schwerkraft entgegen (Fig. 7).

Es wird sich schließlich die Wurzel in eine Lage einstellen, in der sich die Schwer- und Fliehkraftkomponenten das Gleichgewicht halten. Je größer nun die Fliehkraft ist, um so weniger wird diese Gleichgewichtslage von der ursprünglichen Lage, in diesem Falle von der Horizontalen, abweichen. Dies zeigen die

Versuche mit großen Fliehkräften, wo die Abweichung der Wurzel von der Fliehkraftrichtung praktisch gleich Null ist. Wird die Fliehkraft sehr klein (Vers. 13 u. 14), so erreicht die Reaktion nach einer bestimmten Zeit dieselbe Höhe, wie die der Kontrollpflanzen. Doch zeigt sich bei den geschleuderten Exemplaren eine Verzögerung im Beginn der Reaktion, was eine Einwirkung der Fliehkraft schon vor jeder Krümmung vermuten läßt. Um zu prüfen, ob dies wirklich der Fall ist, dürfen wir die Wurzeln nur kurze Zeit den geschilderten Versuchsbedingungen aussetzen, jedenfalls nur solange, als eine Krümmung auch unter normalen Verhältnissen nicht auftritt.

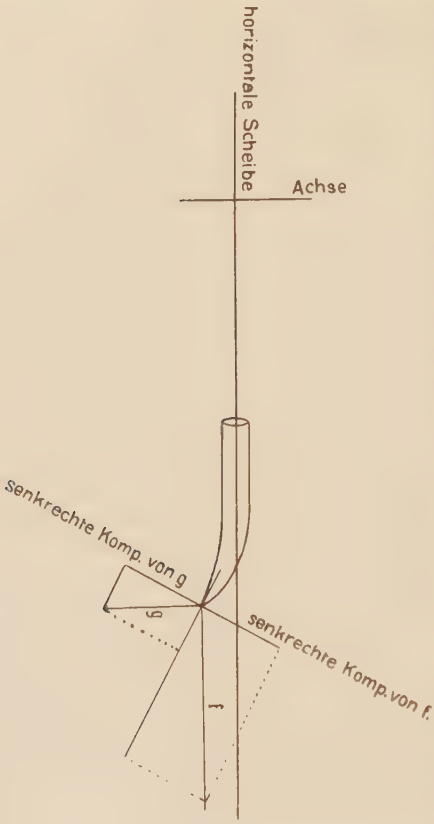

Fig. 7.

b) Versuche mit kurzer Reizdauer.

α. Fliehkraftversuche.

Die Wurzeln wurden nur kurze Zeit, wie bisher, auf horizontaler Scheibe geschleudert und dann zur Untersuchung der Nachwirkung vertikal gestellt. Kontrollwurzeln wurden gleich lang horizontal gelegt und nach der Induktion aufrecht gestellt. Verwendet wurden je 8 Versuchswurzeln und 8 Kontrollen; ihre Länge variierte zwischen 1 und 1,5 cm. Die Temperatur schwankte zwischen 17 u. 20° C (s. nebenstehende Tab.).

Diese Versuche lassen nun nicht den geringsten Zweifel bestehen, daß in der Tat eine Gravitationswirkung in der Längsrichtung der Wurzel einen bedeutenden Einfluß auf den Erfolg eines gleichzeitigen, senkrecht angreifenden Schwerereizes ausübt. Die sichtbare Reaktion auf den senkrecht angreifenden Reiz ist um so geringer, je stärker

der Längsreiz gewählt wird. Die Schwerkraft g kann z. B. 40 Min. lang senkrecht zur Organachse einwirken, ohne eine sichtbare Nachwirkung zu verursachen, wenn gleichzeitig 12 g in der Längsrichtung angreifen.

| Lfd. Nr. | Fliehkraft in der Längsricht. | Dauer der Einwirkg. Min. | Reaktion der Versuchswurzeln | Reaktion der Kontrollen | nach Min. | Temp. °C | Länge der Wurzeln cm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 11,9 g | 20 | gerade | asymmetrisch | 70 | 19 | 1—1,3 |
| | | | gerade | leicht gekrümmt | 90 | | |
| | | | gerade | asymmetrisch | 110 | | |
| | | | gerade | gerade | 140 | | |
| 2 | 11,9 g | 30 | gerade | asymmetrisch | 60 | 18 | 1—1,3 |
| | | | gerade | leicht gekrümmt | 80 | | |
| | | | gerade | leicht gekrümmt | 110 | | |
| 3 | 11,9 g | 40 | gerade | asymmetrisch | 60 | 19 | 1,3—1,5 |
| | | | gerade | leicht gekrümmt | 80 | | |
| | | | gerade | leicht gekrümmt | 110 | | |
| 4 | 4,7 g | 10 | gerade | asymmetrisch | 45 | $17^1/_2$ | 1,5 |
| | | | teilw. asymmetrisch | leicht gekrümmt | 70 | | |
| | | | gerade | asymmetrisch | 100 | | |
| | | | gerade | gerade | 120 | | |
| 5 | 4,7 g | 15 | leicht asymmetrisch | asymmetrisch | 85 | $18^2/_3$ | 1,5—2 |
| | | | gerade | leicht gekrümmt | 110 | | |
| | | | gerade | asymmetrisch | 145 | | |
| | | | gerade | gerade | 170 | | |
| 6 | 4,7 g | 25 | leicht asymmetrisch | asymmetrisch | 60 | $18^1/_2$ | 1,3—1,6 |
| | | | leicht asymmetrisch | leicht gekrümmt | 80 | | |
| | | | leicht asymmetrisch | leicht gekrümmt | 110 | | |
| | | | gerade | leicht asymmetrisch | 130 | | |
| | | | gerade | gerade | 150 | | |
| | | | gerade | gerade | 170 | | |
| 7 | 2 g | 6 | gerade | leicht asymmetrisch | 60 | 19 | 1,3—1,6 |
| | | | gerade | teilw. asymmetrisch | 80 | | |
| | | | gerade | gerade | 120 | | |
| 8 | 2 g | 12 | gerade | asymmetrisch | 60 | $18^1/_2$ | 1,3—1,6 |
| | | | gerade | leicht asymmetrisch | 100 | | |
| | | | gerade | gerade | 130 | | |
| 9 | 2 g | 15 | leicht asymmetrisch | asymmetrisch | 60 | 19 | 1,3—1,6 |
| | | | asymmetrisch | leicht gekrümmt | 80 | | |
| | | | gerade | leicht gekrümmt | 100 | | |
| | | | gerade | gerade | 120 | | |

Fortsetzung der Tabelle.

| Lfd. Nr. | Fliehkraft in der Längsricht. | Dauer der Einwirkg. Min. | Reaktion der Versuchswurzeln | Reaktion der Kontrollen | nach Min. | Temp. °C | Länge der Wurzeln cm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 10 | 2 g | 18 | asymmetrisch | asymmetrisch | 60 | 18½ | 1,3—1,6 |
| | | | gerade | asymmetrisch | 90 | | |
| 11 | 2 g | 20 | leicht asymmetrisch | asymmetrisch | 60 | 19 | 1,3—1,6 |
| | | | asymmetrisch | leicht gekrümmt | 80 | | |
| | | | gerade | leicht asymmetrisch | 100 | | |
| | | | gerade | gerade | 130 | | |
| 12 | 2 g | 24 | leicht gekrümmt | leicht gekrümmt | 60 | 18½ | 1,3—1,6 |
| | | | leicht asymmetrisch | leicht gekrümmt | 100 | | |
| | | | gerade | asymmetrisch | 130 | | |
| | | | gerade | gerade | 150 | | |

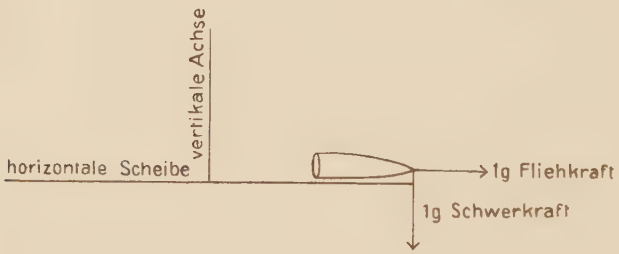


Fig. 8.

*β.* Schwerkraftversuche.

Da bisher die Wirkung der Fliehkraft und der Schwerkraft identisch befunden worden ist, müssen wir annehmen, daß auch die Schwerkraft einen gleichen Einfluß hat, wenn ihre Angriffsrichtung mit der Organachse zusammenfällt. Diese Folgerung können wir aber auch experimentell prüfen, indem wir Objekte vergleichen, die beide mit einer Kraft gleich 1 g längs gereizt werden, wobei aber einmal diese Kraft von der Fliehkraft, das andere Mal von der Schwerkraft geliefert wird. Einseitig und senkrecht wirkt eine gleich große Kraft. Die beiden Versuchsanordnungen seien näher angegeben.

I. Die Wurzeln wurden, wie bei den vorher angegebenen Versuchen auf horizontaler Scheibe im Radius, Spitze nach außen, festgesteckt und mit einer Fliehkraft f = g geschleudert (Fig. 8).

II. Die Wurzeln wurden auf horizontaler Scheibe vertikal, also parallel zur Zentrifugenachse aufgesteckt und mit 1 g Fliehkraft geschleudert (Fig. 9).

In I. wirkte in der Längsrichtung die Fliehkraft f — g;
„ II. „ „ „ „ „ Schwerkraft g.
In beiden Fällen 1 g quer.

Es wurden zu diesen Versuchsreihen außerdem Parallelversuche ausgeführt, wo keine Kraft in der Längsrichtung angriff. Dies wurde dadurch erreicht, daß I. Wurzeln in der Horizontallage gereizt wurden; II. Wurzeln parallel zur horizontalen Achse aufgesteckt, mit einer Fliehkraft f = g geschleudert wurden. Bei der letzterwähnten Anordnung greift außerdem die Schwerkraft allseitig an, was aber nach den Angaben, S. 11, keine Folgen auf den geotropischen Reizvorgang hat. Zur besseren Übersicht seien die vier Fälle tabellarisch zusammengestellt:

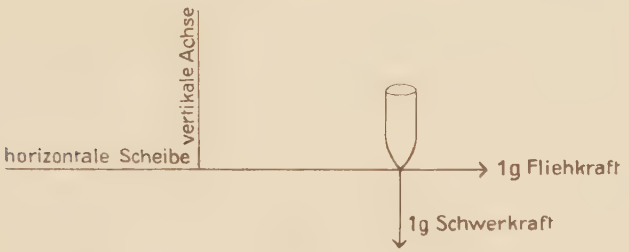


Fig. 9.

A. Versuch mit Längskraft g:

| | längs | senkrecht einseitig | senkrecht allseitig |
|---|---|---|---|
| I. | Fliehkraft g | Schwerkraft g | 0 g |
| II. | Schwerkraft g | Fliehkraft g | 0 g |

B. Versuch ohne Längskraft:

| | längs | senkrecht einseitig | senkrecht allseitig |
|---|---|---|---|
| III. | 0 g | Schwerkraft g | 0 g |
| IV. | 0 g | Fliehkraft g | 1 g |

Wurden nun Wurzeln 6 Minuten lang bei einer Anordnung, entsprechend I und II, induziert, so genügte die so zugeführte Reizmenge nicht, um eine sichtbare Reaktion hervorzurufen, während die Kontrollwurzeln III und IV ebenfalls 6 Minuten lang induziert folgende Reaktion zeigten:

Nach 60 Minuten asymmetrisch;
„ 85 „ nur noch leicht asymmetrisch;
„ 100 „ wieder gerade.

Es wurden nun Versuchspflanzen I und II länger als 6 Minuten induziert, und zwar 8, 10, 12 Minuten.

| Es waren | die Versuchspflanzen | die Kontrollen |
|---|---|---|
| nach 60 Min. | leicht asymmetrisch | gut asymmetrisch |
| „ 80—100 „ | wieder gerade | noch asymmetrisch |

Nach einer Induktion von 16 Min. Dauer waren

| | die Versuchspflanzen | die Kontrollen |
|---|---|---|
| nach 60 Min. | leicht asymmetrisch | asymmetrisch |
| „ 100 „ | asymmetrisch | leicht gekrümmt |

Während die Versuche S. 24 gezeigt haben, daß Fliehkräfte, in der Längsrichtung angreifend, hemmend wirken, finden wir jetzt, daß auch die Schwerkraft nachweislich denselben Einfluß hat, wie eine Fliehkraft $f = g$. Es muß demnach in jeder parallelotropen Pflanze in der Ruhelage diese Reizwirkung der Schwerkraft bestehen, wie das Pfeffer schon ausgesprochen hat.

Zu dem gleichen Resultat kommen wir auf folgendem Weg:

c) Versuche mit der Resultante zweier Kräfte.

Wirken zwei Kräfte senkrecht zueinander und senkrecht zur Längsachse des geotropischen Organs (eine Anordnung, die auf der Zentrifuge mit horizontaler Scheibe leicht getroffen werden kann), so wird sich dieses, bei dauernder Einwirkung, in die Richtung der Resultante beider Kräfte stellen. Wirken beide Kräfte nur kürzere Zeit, so wird die Nachwirkungskrümmung in die Ebene fallen, in der die Diagonale des aus beiden Kräften konstruierten Parallelogramms liegt. Wie verhält es sich nun aber mit der Präsentationszeit bei Einwirkung zweier Kräfte?

Angenommen, es wirkten auf eine Wurzel senkrecht zur Längsachse zwei gleich große Kräfte g und $g_1$ beide senkrecht zueinander (Fig. 10).

Nach dem Parallelogramm der Kräfte wird die Wirkung von $g + g_1$ gleich der Wirkung der Resultante r sein; da g und $g_1$ senkrecht zur Längsachse angreifen, steht auch r senkrecht dazu. Die Präsentationszeit für g sei n; die Reizmenge, die nötig ist, um

eine sichtbare Krümmung hervorzurufen, ist dann nach dem Produktgesetz $g\,n$; für r ist sie $r\,n_1$. Da nun r größer ist als g, muß $n_1$ kleiner sein als n, d. h. die Präsentationszeit wird bei Einwirkung von $r = g + g_1$ kürzer sein, als bei g oder $g_1$ allein; in unserem Fall gleich sin $\alpha$ n. Dies bestätigen folgende Versuche.

Ist für eine wirksame Kraft g die Präsentationszeit n = 7 Min., so ist sie für 2 Kräfte $g + g_1 = 7 \cdot \sin 45^0$ = 5 Minuten, entsprechend der obigen Erörterung.

Die Versuchswurzeln A werden 5 Minuten lang mit $g + g_1$ gereizt. (Dies wird erreicht, indem die Wurzeln auf horizontaler Scheibe horizontal und senkrecht zum Radius mit 1 g Fliehkraft geschleudert werden).

Die Kontrollwurzeln B werden zur Reizung horizontal gelegt, also nur mit g und zwar 7 Minuten lang gereizt.

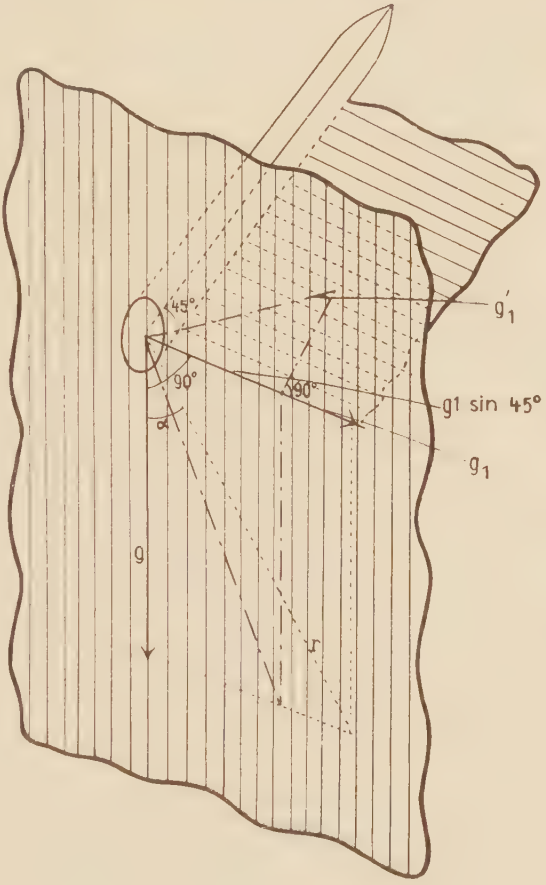


Fig. 10.

Die Kontrollwurzeln C werden ebenfalls zur Reizung horizontal gelegt nnd mit 1 g aber nur 5 Minuten lang gereizt. Für jeden Versuch werden je 8 Versuchswurzeln und 2 mal 8 Kontrollen verwendet. Die Wurzellänge beträgt 1—1,5 cm. Die Temperatur $17^1/_3{}^0$ C.

Versuche.

1. A mit $g + g_1$ gereizt 5 Minuten
   B „ g „ 7 „
   C „ g „ 5 „

Nachwirkung nach 60 Minuten:

A asymmetrisch. B asymmetrisch. C noch gerade.

Nachwirkung nach 90 Minuten:

A wieder gerade. B wieder gerade. C noch gerade.

2. Derselbe Versuch wurde mit demselben Erfolg wiederholt.

3. A mit $g + g_1$ gereizt 10 Minuten. Temperatur $17^1/_3{}^0$ C.
   B „ g „ 14 „
   C „ g „ 10 „

Nachwirkung nach 60 Minuten:

A leicht asymmetrisch. B leicht asymmetrisch. C gerade.

Nachwirkung nach 90 Minuten:

A gut asymmetrisch. B gut asymmetrisch. C leicht asymmetrisch.

Nachwirkung nach 120 Minuten:

A wieder leicht asymmetrisch. B wieder leicht asymmetrisch. C wieder gerade.

Nachwirkung nach 140 Minuten:

A gerade. B gerade. C gerade.

4. Derselbe Versuch wurde bei $18^0$ C wiederholt mit etwas längeren Wurzeln.

Nachwirkung nach 60 Minuten:

A gut asymmetrisch. B gut asymmetrisch. C leicht asymmetrisch.

Nachwirkung nach 75 Minuten:

A leicht gekrümmt. B leicht gekrümmt. C gut asymmetrisch.

Nachwirkung nach 120 Minuten:

A gut asymmetrisch. B gut asymmetrisch. C leicht asymmetrisch.

Nachwirkung nach 160 Minuten:

A gerade. B gerade. C gerade.

Die Versuche bestätigen die Annahme, daß zwei Kräfte, die senkrecht zueinander und senkrecht zur Längsachse des Organs angreifen, den Effekt haben, wie die der Diagonale des aus beiden Kräften konstruierten Parallelogramms entsprechende Kraft.

Lassen wir nun den Winkel, den Kraft $g_1$ mit der Längsachse bildet, kleiner als $90^0$ werden, während der Winkel, den

beide Kräfte g und $g_1$ miteinander bilden, gleich bleibt (90°), dann kommt nach dem Sinusgesetz nur $g_1 \sin \alpha'$ als richtender Faktor in Betracht, anstatt $g_1$. Die Figur stellt die Verhältnisse dar für $\alpha' = 45°$ ($\alpha'$ = Winkel von g mit der Längsachse). Vgl. Fig. 10, S. 29.

Es wird auch in diesem Fall die Präsentationszeit verkürzt werden, aber verhältnismäßig weniger, als wenn Winkel $\alpha' = 90°$ ist. Lassen wir den Winkel kleiner werden als 45°, so wird die Verkürzung der Präsentationszeit immer geringer werden, da ja die eine Seite des Parallelogramms immer kleiner wird. Wird nun der Winkel gleich 0°, d. h. fällt $g_1$ in die Längsachse, so ist die eine Seite des Parallelogramms ebenfalls 0°; die Diagonale fällt mit g zusammen: es müßte die Präsentationszeit dieselbe sein, wie wenn g allein wirkte. Mit diesen Überlegungen stimmt aber der tatsächliche Erfolg der Versuche (S. 24 u. 28) nicht überein; denn fällt $g_1$ in die Richtung der Organachse, dann ist die Präsentationszeit verlängert. Wir kommen also auch auf diesem Weg zu dem Resultat, daß die in der Längsrichtung angreifende Kraft nicht wirkungslos ist.

### d) Versuche mit intermittierender Reizung.

Es sei noch ein Fall erwähnt, der dazu dient, die Wirkung der Schwerkraft in der Längsrichtung zu erweisen. Reizen wir ein geotropisches Organ intermittierend, so summieren sich die Einzelreizungen, falls das Verhältnis von Reizdauer zur Ruhepause einen bestimmten Wert nicht überschreitet. Wenn aber bei längeren Ruhepausen die physiologische Wirkung der Einzelreize abnimmt, so müssen wir schließen, daß diese teilweise in den Ruhepausen abklingen, d. h. daß die durch Reizung hervorgerufenen Veränderungen zum Teil rückgängig gemacht werden.

Die Erfahrungen, die in den vorigen Abschnitten mitgeteilt sind, machen uns auf einen Faktor aufmerksam, der das „Abklingen" beeinflussen könnte, und der deshalb beim Analysieren dieses Vorganges nicht außer acht gelassen werden darf: die längseinwirkende Schwerkraft.

Bei intermittierender Reizung, die zur Untersuchung der Abklangszeit benutzt wird, können wir die geotropischen Organe in den Ruhepausen entweder um die horizontale Achse des Klinostaten rotieren lassen, oder einfach vertikal stellen. Rotiert die Pflanze in den Ruhepausen, so wirkt die Schwerkraft diffus, ist also ohne

jeden hemmenden Einfluß auf einen geotropischen Vorgang. Steht die Pflanze hingegen in den Ruhepausen vertikal, so kommt die Schwerkraft in der Längsachse als hemmender Faktor in Betracht. Es folgt daraus, daß diese Objekte eine geringere Reaktion gegenüber den rotierten Exemplaren zeigen müssen. Um die Richtigkeit dieses Schlusses zu prüfen, können wir folgende Versuche anstellen:

I. a) Die Pflanzen rotieren in den Ruhepausen parallel zur horizontalen Klinostatenachse: es wirkt also in der Längsrichtung keine Kraft.
   b) Die Pflanzen stehen in den Ruhepausen vertikal. Es wirkt also 1 g längs.

II. a) Die Pflanzen werden in den Ruhepausen vertikal gestellt: es wirkt 1 g längs.
   b) Die Pflanzen werden in den Ruhepausen so geschleudert, daß n g längs wirken.

Bei allen Versuchen sind die Einzelreize gleich groß. Es muß I b verglichen mit I a und ebenso II b verglichen mit II a eine schwächere Reaktion zeigen, da ein jeder Einzelreiz eine größere Hemmung erfährt; die Differenz zwischen a und b wird um so größer, je bedeutender der Unterschied zwischen den längswirkenden Kräften ist. Aus diesem Grunde wurde der Methode II der Vorzug gegeben.

Das Verhältnis von Reizdauer zu Ruhepause betrug 1 : 2. Gereizt wurden a und b in der Horizontallage.

### Versuch 1.

Es wurden je 4 Lupinenwurzeln verwendet. Wurzellänge 1,3 bis 1,5 cm. Temperatur 20° C. Reizdauer: Ruhepause = 4 : 8 Minuten. Absolute Reizdauer: 3 mal 4 = 12 Minuten.

In den Ruhepausen wirkt

auf a) 1 g längs;

auf b) $\begin{cases} b_1 & 16{,}3 \text{ g}, \\ b_2 & 12{,}5 \text{ g}. \end{cases}$

Zur Ausführung der Nachwirkung standen die Exemplare a sowohl wie b vertikal.

Nach 60 Min. sind die Wurz. a asymmetrisch, $b_1$ und $b_2$ noch gerade
„ 80 „ „ „ „ a leicht gekr., $b_1$ „ $b_2$ „ „
„ 100 „ „ „ „ a „ „ $b_1$ „ $b_2$ „ „
„ 135 „ „ „ „ a gerade, $b_1$ „ $b_2$ „ „

### Versuch 2.

Derselbe Versuch wurde mit geringeren Kräften, nämlich $b_1 = 5$ g und $b_2 = 3{,}8$ g in der Längsrichtung wiederholt. Wurzellänge 1,3 bis 1,5 cm. Temperatur 20° C.

Nach 60 Min. sind die Wurzeln a asymmetrisch, $b_1$ und $b_2$ leicht asymmetrisch;
„ 90 „ „ „ „ a leicht gekrümmt, $b_1$ und $b_2$ asymmetrisch;
„ 105 „ „ „ „ a, $b_1$ und $b_2$ im Rückgang begriffen;
„ 120 „ „ „ „ a noch leicht asymmetrisch, $b_1$ und $b_2$ gerade;
„ 140 „ „ „ „ a, $b_1$ und $b_2$ gerade.

Die Versuche 1 und 2 zeigen, daß je nach der Größe der in der Längsrichtung während der Ruhepause wirkenden Kraft, der einseitige tropistische Reiz in seiner Wirkung mehr oder weniger gehemmt wird.

Man könnte vielleicht vermuten, daß die Rotation als solche einen geotropischen Vorgang beeinflußt. Daß das nicht der Fall ist, zeigt folgender Versuch.

### Versuch 3.

Die Versuchsanordnung bleibt dieselbe wie bei Versuch 1 und 2. Die Pflanzen a stehen in der Ruhepause vertikal; die Pflanzen b werden in der Ruhepause so geschleudert, daß nahezu 1 g längs in ihnen wirkt.

Wurzellänge 1,3—1,5 cm. Temperatur 20° C.

Es wirkt bei a 1 g längs in den Ruhepausen
„ „ „ b 0,924 g „ „ „ „
Nach 60 Min. sind a und b gleich stark asymmetrisch;
„ 80 „ „ a „ b „ „ gekrümmt;
„ 120 „ „ a „ b „ im Rückgang begriffen.

Rotierte und nicht rotierte Exemplare zeigen also die gleiche Reaktion.

## B. Über die Wirkung der schräg angreifenden Schwerkraft.

Jede nicht rechtwinklig angreifende Kraft läßt sich in zwei Komponenten zerlegen, von denen die eine in die Längsrichtung des

Organs fällt, die andere senkrecht dazu angreift. Nach dem Sinusgesetz soll nun ausschließlich die senkrechte Komponente für den geotropischen Vorgang in Betracht kommen.

Nach den Erfahrungen, die wir gemacht haben, wirkt eine direkt in der Längsrichtung angreifende Kraft hemmend auf einen Reizerfolg in querer Richtung. Die Vermutung liegt nun nahe, daß auch eine in die Längsrichtung fallende Kraftkomponente die gleiche Bedeutung haben könnte.

Die Vermutung wird durch folgende Versuche bestätigt. Die Versuchsanordnung war dieselbe wie bei den Versuchen S. 178; aber anstatt, daß die Objekte horizontal im Radius lagen, bildeten sie einen bestimmten Winkel nach oben.

### 1. Vorversuche mit Längskomponenten.

Es sei ein Versuch ausführlich angegeben. Die Wurzeln bilden einen Winkel von $5^0$ mit der Horizontalen. An der Wurzelspitze ist die Fliehkraft gleich 12 g. Es wirkt also auf die Wurzel:

1. Die Schwerkraft unter Winkel $95^0$; nach dem Sinusgesetz ist das $g \cdot \sin 85^0$.

2. Die Fliehkraft $f = 12$ g unter einem Winkel $5^0$. Zerlegen wir sie in 2 Komponenten, so ist die Senkrechte $f \cdot \sin \alpha$, also $12 \cdot \sin 5^0 = 1{,}0464$. Diese senkrechte Komponente addiert sich zu der senkrechten Komponente der Schwerkraft, so daß auf eine derart aufgesteckte und geschleuderte Wurzel eine Kraft von etwa 2 g senkrecht wirkt. Falls die Komponenten, die in die Längsrichtung fallen, unwirksam sind, müssen diese Objekte eine verkürzte Präsentationszeit zeigen gegenüber den Kontrollen, die gleich lang horizontal gelegt werden; oder, da die Gültigkeit des Sinusgesetzes für $5^0$ nicht erwiesen, also die Querkomponente nicht in dem Maße wirksam ist, wie unsere Rechnung ergibt, müssen sie wenigstens gleichzeitig und gleich stark wie die Kontrollen reagieren. Die Wurzeln wurden zur Ausführung der Nachwirkung nach der Induktion mit den Kontrollen vertikal gestellt. Die Versuche wurden mit verschieden großen Fliehkräften und verschieden großen Winkeln ausgeführt. Sie zeigten entweder keine oder nur verspätete und geschwächte Reaktion gegenüber den Kontrollen, wie aus folgender Tabelle zu ersehen ist:

| | Kontrollen: Reizdauer: 30 Min. mit 1 g senkrecht | Versuchspflanzen 30 Min. mit 1 g senkrecht u. 12 g unter 5° |
|---|---|---|
| Nachwirk. nach 60 Min. | Wurzeln asymmetrisch | gerade |
| „ „ 80 „ | „ leicht gekr. | gerade |
| „ „ 140 „ | „ wieder asymm. | leicht asymm. |
| „ „ 170 „ | „ wieder gerade | leicht asymm. |
| „ „ 190 „ | „ wieder gerade | gerade |

Es zeigte sich also trotz der größeren senkrechten Komponente bei den Versuchspflanzen eine entschiedene Hemmung in Beginn und Stärke der Reaktion gegenüber den Kontrollen.

Wir müssen also schließen, daß eine unter einem Winkel angreifende Kraft nicht wirkungsgleich ist ihrer senkrechten Komponente. Dieser Versuch unterscheidet sich von den S. 24 angegebenen nur dadurch, daß die Fliehkraft nicht in der Längsrichtung, sondern unter 5° zur Längsachse wirkt. In beiden Fällen aber haben wir denselben Erfolg; nämlich: Hemmung des einseitigen Schwerereizes. Es ist deshalb anzunehmen, daß die in die Längsrichtung fallende Komponente der Fliehkraft wie die direkt angreifende Kraft wirkt.

### 2. Beziehung zum Sinusgesetz.

#### a) Fittings Versuchsergebnisse.

Wie verhalten sich nun die Ergebnisse zu dem Sinusgesetz?

Das von Sachs ausgesprochene Sinusgesetz, dem Fitting (1905) durch Versuche eine feste Stütze gab, sagt aus, daß die geotropischen Expositionszeiten indirekt, die geotropischen Erregungen direkt annähernd proportional den Sinuswerten der Ablenkungswinkel sind. Fitting gibt an, daß bei abnehmender Größe des Ablenkungswinkels die Genauigkeit der Übereinstimmung zwischen Sinuswert und Expositionszeit geringer wird; und zwar wachsen die Expositionszeiten rascher als die Sinuswerte abnehmen. Dieser Mangel an Übereinstimmung macht sich schon bemerkbar bei einem Ablenkungswinkel von 15° aus der Vertikalen (nach einem Versuch Fittings, der nach seiner Aussage allerdings nur orientierenden Wert hat). Während bei Kombination von Lage 90° und 60° am intermittierenden Klinostaten zwischen den Sinusverhältnissen und dem Verhältnis der empirisch ermittelten Expositionszeiten nur eine Differenz von 0,003 besteht, bei Kombination der Stellungen 90° und 45° von 0,0007, steigt sie bei 90° und 15°

bis auf 0,059. Diese Differenzen schwanken nicht um einen Mittelwert, sondern werden größer mit Abnahme des Winkels. Anstatt in dem für den Sinus geltenden Verhältnis 4 : 15,45 in den Lagen 90° und 15° zu exponieren, mußte Fitting im Verhältnis 4 : 20 reizen, um das Auftreten einer Krümmung zu verhindern.

b) Eigene Versuche.

Fitting hat die Versuche mit Epikotylen von *Vicia Faba* ausgeführt. Ich habe sie mit gleichem Ergebnis mit Keimwurzeln von *Lupinus albus* wiederholt. Auch habe ich Ablenkungswinkel von 10° und 5° mit 90° kombiniert, die Winkel von der stabilen Lage aus gerechnet. Bei Kombination von Lage 15° und 90° erhielt ich stets eine Krümmung im Sinne 90° nach $1^1/_2$—2 Stunden, wenn die Zeiten umgekehrt den Sinuswerten entsprachen. Bei Kombination von Lage 90° mit 10° waren nach $1^1/_2$—2 Stunden bei einem Versuch von 12 Keimwurzeln nur 9 im Sinne 90° gekrümmt, während 3 gerade waren. Bei Kombination von 90° mit 5° erwartete ich nach den Resultaten der vorigen Versuche ebenfalls eine Krümmung im Sinne 90°, da die Expositionszeiten nach dem Sinusgesetz gewählt waren. Es zeigte sich aber bei wiederholten Versuchen stets nur eine leichte Asymmetrie, bald im Sinne 90°, bald im Sinne 5°, während einige Wurzeln überhaupt gerade blieben. Die Asymmetrie kann im Laufe des Versuchs bei ein und derselben Wurzel bald nach rechts, bald nach links ausfallen. Es seien einige Versuche angeführt.

| Nr. | Zahl d. Wurzeln | Erfolg: Krümm. im Sinne 90° | Krümm. im Sinne 5° | gerade | Minuten | Umdrehungszeit des Klinostaten |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 17 | 1 | 4 | 12 | 45 | 3 Min. 30 Sek. mit der |
| | | 8 | 0 | 9 | 120 | Lage 5° begonnen |
| 2 | 10 | 2 | 1 | 7 | 60 | 3 Min. 30 Sek. mit der |
| | | 1 | 1 | 8 | 120 | Lage 90° begonnen |
| 3 | 12 | 7 | 0 | 5 | 310 | 10 Min. |

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß bei Kombination von Lage 90° und 5°, die Lage 90° scheinbar kein so großes Übergewicht hat, wie bei Kombination 90° und 15°, wenn die Expositionszeiten nach dem Sinus gewählt sind. Wie ist nun dieses Zurücktreten des Übergewichtes der Lage 90° gegenüber 5° zu erklären?

Fitting hat auf einen Fehler der Versuchsanordnung an seinem intermittierenden Klinostaten aufmerksam gemacht, der mit dem Abklingen der Reize zusammenhängt. Bei Kombination von Lage 90° mit Lage 15° verhalten sich die Expositionszeiten wie 0,2588 : 1. Die Zeit, in welcher der in Lage 90° empfangene Impuls abklingen kann, ist demnach fast viermal so groß, als für den in Lage 15° induzierten Reiz. Bei Kombination von Lage 90° mit Lage 5° ist nun das Verhältnis von Reiz zu Ruhe für 90° überaus ungünstig im Vergleich zu Lage 5°. Es verhalten sich sin 90°: sin 5° wie 1 : 0,0872, die Expositionszeiten umgekehrt. Reize ich in Lage 90° 1 Minute lang, dann muß ich in Lage 5° 11,46 Minuten lang exponieren. Nun darf aber bei intermittierender Reizung das Verhältnis der Reizdauer zur Ruhepause einen bestimmten Wert nicht überschreiten, wenn Summation der zur Reaktion hinzielenden Vorgänge stattfinden soll. Um zu prüfen, ob für Lupinenwurzeln das Verhältnis 1 : 11 bei einer Reizgröße von 1 g schon nahe der Grenze liegt, reizte ich intermittierend in Lage 90° und in der Vertikallage in diesem Verhältnis. 12 Wurzeln wurden abwechselnd 3 Minuten lang horizontal gelegt und 33 Minuten vertikal gestellt. Das Umlegen geschah mit der Hand. Nach $1^3/_4$ Stunden zeigten die Wurzeln Asymmetrie im Sinne 90°. Es ist also die Grenze noch nicht überschritten, aber zweifellos bald erreicht, da bei Wurzeln, die kontinuierlich während 6 Minuten gereizt werden, eine gleich starke Reaktion schon nach 45—50 Minuten eintritt. Es wurde nun untersucht, welche Wirkung ein in der Lage 5° erteilter Impuls hat. Dazu kombinierte ich die Lage 5° mit der Vertikallage und reizte in demselben Verhältnis wie bei Kombination von 5° mit 90°, nämlich 11 : 1. Die Wurzeln zeigten nach $1^1/_4$ Stunden Versuchsdauer eine Asymmetrie im Sinne von 5°. Der Erfolg ist also ungefähr derselbe wie bei Kombination von 90° und 0° im Verhältnis 1 : 11. Es ist deshalb verständlich, daß bei intermittierender Reizung in den Lagen 90° und 5° im Zeitverhältnis 1 : 11 die Wurzeln bald Asymmetrie im Sinne 5° aufwiesen, bald gerade blieben oder erst bei längerer Versuchsdauer eine Reaktion im Sinne 90° zeigten, die aber nie über eine Asymmetrie hinausschritt.

Wenn nun trotz dieses Fehlers, der zuungunsten der Lage 90° hervortritt, eine Krümmung im Sinn dieser Stellung (der Horizontalen) eintritt, falls die Expositionszeiten umgekehrt den Sinuswerten entsprechen, so muß, um dies Übergewicht der Lage

90° gegenüber 15°, 10°, 5° zu verstehen, ein anderer Faktor in Betracht gezogen werden. Vergegenwärtigen wir uns durch Figuren die verschiedenen Lagen der Wurzeln in bezug auf Richtung der Schwerkraft in der Vertikalstellung, Horizontallage und bei einer Ablenkung von 15° vom Lote (Fig. 11).

In Lage I wirkt die Schwerkraft in der Längsrichtung.

In Lage II wirkt sie senkrecht zur Organachse. In Lage III wirkt sie unter Winkel $\alpha = 15^0$ zur Längsachse. Wir zerlegen die Schwerkraft in 2 Komponenten, von denen die eine senkrecht zur Organachse angreift, die andere in die Längsrichtung fällt.

Es ändert sich in den drei verschiedenen Lagen nicht nur die Größe der senkrecht zur Längsachse angreifenden Kraft, sondern auch die der Längskraft. Daß letztere nicht vernachlässigt werden darf, haben wir für Kraftkomponenten $> g$ schon bewiesen; es frägt sich nun, ob auch Komponenten $< g$ sich gerade so verhalten, oder ob hier das Sinusgesetz ohne Einschränkung gilt. Im letzten Fall wäre es also ganz gleichgültig, ob Komponenten in der Längsrichtung wirken oder nicht. Zur Erzielung desselben Effektes wäre nur erforderlich, daß die senkrecht angreifenden Kräfte, resp. Komponenten gleich sind. Nebenstehende Fig. 12 veranschaulicht dies.

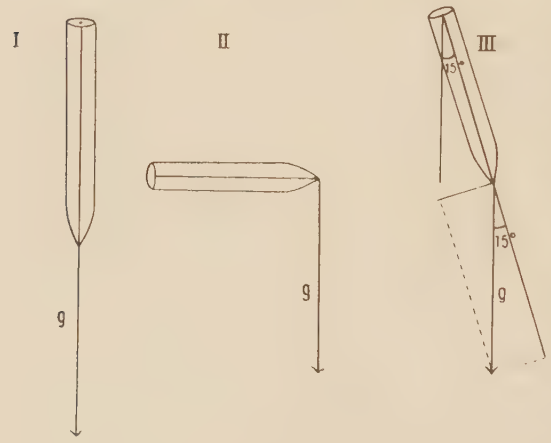

Fig. 11.

Es müßten die Wurzeln in A und B gleiche Reaktion zeigen.

Folgende Versuchsanordnung erlaubt die Untersuchung dieser Frage.

Die Zentrifugenachse steht horizontal, die Blechtrommel senkrecht dazu, also vertikal. Die Wurzeln werden in der Vertikalebene so auf die Korke aufgesteckt, daß die Wurzelspitze mit dem Radius einen Winkel $\alpha$ bildet. Die verschieb- und drehbaren Blechdöschen erlauben ganz genaue Einstellung. Die Fliehkraft

wird so gewählt, daß die Komponente, die senkrecht auf die Wurzelspitze fällt, gleich 1 g ist. Je nach der Größe von f ändert sich die in die Längsrichtung fallende Komponente. Als Kontrollen dienten Wurzeln, die zur selben Zeit horizontal lagen, auf die also senkrecht ebenfalls 1 g wirkte.

Versuch 1.

Es wurden 8 Lupinenwurzeln (Länge 1,2—1,6) unter 30° zum Radius aufgesteckt. Die Fliehkraft betrug 2 g. Die senkrechte Komponente hat also den Wert 1 g, ebenso die in die Längsrichtung fallende. Die Versuchspflanzen A und die Kontrollen B wurden 10 Minuten lang induziert und dann vertikal gestellt.

Nachwirkung nach 70 Minuten:

A asymmetrisch. B leicht gekrümmt.

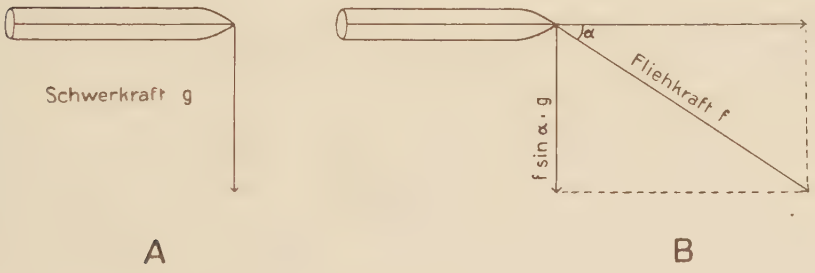


Fig. 12.

Versuch 2.

Derselbe Versuch mit einer Induktionsdauer von 15 Minuten.

Nachwirkung nach 70 Minuten:

A asymmetrisch. B stark gekrümmt.

(Diese Versuche entsprechen denjenigen, wo direkt eine Längskraft g angreift und senkrecht eine zweite Kraft g. Hier, wie dort zeigt sich eine Hemmung).

Versuch 3.

Er wurden die Versuchswurzeln A unter 15° zum Radius aufgesteckt. Die Fliehkraft betrug an der Wurzelspitze 3,86 g, so daß wiederum die senkrechte Komponente 1 g war; in die Längsrichtung fiel eine Komponente vom Wert 3,7 g. Die Kontrollwurzeln B lagen horizontal; es wirkte senkrecht 1 g, längs 0 g.

Das Resultat war dasselbe wie vorhin bei Versuch 1 und 2: die Exemplare, in deren Längsrichtung eine Komponente fällt, reagieren schwächer als die, in deren Längsrichtung keine wirkt.

Der Versuch wurde mit einer Expositionsdauer von 10, 12 und und dreimal von 15 Minuten ausgeführt.

Es hat also eine Kraft a, die unter einem Winkel kleiner oder größer als 90° angreift, nicht denselben Effekt, wie eine Kraft b, die unter 90° angreift und deren Größe der senkrechten Komponente von Kraft a entspricht.

Daraus ergibt sich, daß wir von den zwei Komponenten einer schräg angreifenden Kraft nicht die senkrechte allein als wirksam in Betracht ziehen dürfen. Die Anschauung, daß nur diese die Reaktion bestimmt, ist nicht richtig. Es wird stets der Erregungszustand und der sichtbare Effekt die Folge von der Einwirkung der beiden Komponenten sein. Das Sinusgesetz kann also auch für die Winkel zwischen 90° und 45° theoretisch nur angenähert gelten. Die Abweichungen sind bei diesen Winkeln und einer Kraft von der Größe 1 g nur zu gering, als daß sie mit den benutzten Methoden festgestellt werden könnten.

## C. Über die Wirkung kleiner Fliehkräfte.

Wir kennen nun die Wirkung der Schwerkraft in der Längsrichtung und verstehen deshalb, daß es nicht gleichgültig sein kann, in welcher Lage zur Schwerkraft wir geotropische Organe schleudern, besonders wenn es sich um kleine Fliehkräfte handelt. Der Effekt wird ein anderer sein, wenn die Organachse parallel zur vertikalen Rotationsachse steht, oder parallel zur horizontalen. Die Beachtung dieses Unterschiedes wird es uns ermöglichen, über die Richtigkeit gewisser Angaben über die Wirkung kleiner Fliehkräfte, die Bach (1907) einerseits und Rutten-Pekelharing (1910) andererseits gemacht haben, zu entscheiden.

### 1. Versuchsergebnisse von Bach und Rutten-Pekelharing.

Bach sagt: „Ein sehr merkwürdiges Ergebnis erhalten wir, wenn wir die bei den Zentrifugalversuchen erhaltenen Präsentationszeiten mit den bei den Winkelversuchen erhaltenen vergleichen, indem wir die Sinuswerte von g einsetzen, die der Winkelablenkung entsprechen. Wir erhalten da folgendes Bild.

1. Zentrifugalversuche.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Angewandte Zentrifugalkraft . . | 1 | 0,71 | 0,6 | 0,4 | 0,14 |
| Präsentationszeit . . . . . | 8 | 10 | 25 | 30 | 50 Min. |

2. Ablenkungsversuche.

„Senkrecht zur Achse der Versuchspflanze:

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Einwirkender Teil der Schwerkraft | 1 | 0,87 | 0,71 | 0,5 | 0,26 g; |
| Präsentationszeit . . . . . | $7^1/_2$ | 10 | $10^1/_2$ | 14 | 18 Min. |

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß für die Werte 0,7—1 g die Präsentationszeiten in beiden Fällen ziemlich gleich lang sind. Unter 0,7 g etwa steigert sich dann mit dem weiteren Abfall der einwirkenden Kraft die Präsentationszeit in den Zentrifugalversuchen sehr viel rascher, als in den Ablenkungsversuchen. Wie ist dieses merkwürdige Resultat zu deuten? Meiner Ansicht nach dürfte die Erklärung in folgender Überlegung liegen: Die bei den beiden verschiedenen Versuchsanordnungen in senkrechter Richtung zur Achse der Versuchspflanzen einwirkenden, gleichstarken Kräfte werden von den Versuchspflanzen verschieden empfunden, weil der Reizzustand, in dem sie sich, abgesehen von der Einwirkung der zu untersuchenden Kraft, befinden, in beiden Fällen verschieden ist. In dem einen Fall, nämlich der Winkelablenkung, wirkt geotropisch auf die Versuchspflanzen tatsächlich nur der einseitige, durch die Ablenkung aus der Ruhelage gegebene Reiz der Schwerkraft. Anders bei den Zentrifugalversuchen. Auch hier haben wir zwar den durch Zentrifugieren erreichten, nach einer Richtung auf die Pflanzenorgane wirkenden einseitigen Reiz, aber es ist nicht allein dieser Reiz vorhanden. Er kommt hier vielmehr hinzu zu einem Reizzustand, in dem sich der Keimling schon durch die Rotation befindet. Wir müssen uns nämlich vergegenwärtigen, daß auch bei schneller Rotation, wie Fitting (1905, S. 327) zuerst zeigte, die Schwerkraftwirkung im Prinzip nicht ausgeschaltet werden kann, sondern nur in ihrem krümmenden Effekt. Sie ist bei Rotation um die horizontale Achse nicht überhaupt aufgehoben, sondern wirkt nur allseitig gleichmäßig auf die Versuchspflanzen, so daß durch die allseitigen einander entgegengesetzten gleich starken Reizungen eine Reaktion nicht zustande kommen kann. Zu diesem allseitig gleichmäßigen, durch die Schwerkraft hervorgerufenen Reiz kommt nun bei den Zentrifugalversuchen der durch den zentrifugalen Trägheitswiderstand bewirkte einseitige Reiz hinzu, der zur Reaktion führt. Aus diesen Tatsachen könnte sich das obige Resultat sehr wohl erklären. Es wird nämlich, die Gültigkeit des Weber-Fechnerschen Gesetzes vorausgesetzt, auf den Organismus auf der Zentrifuge, der durch die Rotation schon in einen Reizzustand versetzt wird, ein größerer Reiz derselben

„Qualität ausgeübt werden müssen, um eine Reaktion auszulösen, als auf den aus der Ruhelage abgelenkten Organismus, der nur dem Reiz der Schwerkraft unterworfen ist".

Pekelharing hat ebenfalls Versuche ausgeführt, in denen die gleiche, senkrecht auf die Wurzel einwirkende Kraft einmal als Fliehkraft, das andere Mal als Schwerkraftkomponente gegeben war. Ihre Resultate bestätigen Bachs Angaben nicht. Sie fand keinen Unterschied zwischen der Wirkung kleiner Fliehkräfte und Schwerkraftkomponenten. Bachs Ergebnisse erklärt sie mit der Annahme, daß Bach, durch die geringe Krümmungsintensität irre geführt, über die Präsentationszeit hinaus reizte. Fitting hält die Ergebnisse Bachs durch diese Bemerkung Pekelharings für nicht genügend aufgeklärt. Es haben beide auch mit verschiedenem Material gearbeitet. Bei den Bachschen Versuchen handelt es sich um sehr geringe einseitig angreifende Fliehkräfte bei allseitigem Angriff der Schwerkraft. Es wäre nun denkbar, daß auf einseitig angreifende Kräfte $< g$ sich ein Einfluß einer allseitigen Reizung mit g bemerkbar machte, der bei Kräften $> g$ nicht sichtbar wird, wie meine Versuche zeigen. Auch wird diese Möglichkeit nicht annulliert durch die Tatsache, daß die Nachwirkungskrümmung auf dem Klinostaten intensiver ausfällt; denn bei den Bachschen Versuchen würde es sich um einen Einfluß handeln, der auf die primären Prozesse des geotropischen Vorganges ausgeübt wird und nicht nur auf die motorische Phase, wie bei der Rotation mit vorhergegangener Induktion. Die Versuche, S. 14, I. Teil, die die Wirkungslosigkeit des diffusen Angriffs beweisen, gelten nur für Kräfte über g. Ich habe deshalb die Bachschen Versuche in etwas erweiterter Form wiederholt. Es handelt sich also darum, zu untersuchen, ob die geotropische Wirkung bei Ablenkungsversuchen identisch ist oder nicht mit der Wirkung bei entsprechenden Zentrifugalversuchen.

### 2. Eigene Versuche.

Werden Wurzeln unter $20^0$ zur Lotlinie aufgestellt, so ist die senkrechte Komponente der Schwerkraft 0,324; die Längskomponente erreicht den Wert 0,9397; also fast 1. Wollen wir nun exakte Kontrollversuche mit Fliehkräften machen, so muß in ihnen eine gleich große Längskomponente wirksam sein. Dies läßt sich erreichen, wenn wir die Wurzeln unter $20^0$ zum Radius auf vertikaler Scheibe aufstecken und eine Fliehkraft $f = g$ einwirken lassen.

Da nun aber der Wert der Längskomponente fast 1 g ist, so können wir auch die Wurzeln einfach parallel zur vertikalen Achse aufstellen und mit 0,342 g (der senkrechten Komponente entsprechend) schleudern; es wirkt dann 1 g Schwerkraft längs (Fig. 13). Lassen wir aber die Wurzeln parallel zur horizontalen Klinostatenachse rotieren, bei einer Fliehkraft von 0,342 g, so müssen diese Exemplare, bei gleicher Dauer der Einwirkung, stärkere Reaktion zeigen, da ja in ihrer Längsrichtung keine Kraft wirkt. Die ausgeführten Versuche bestätigen dies.

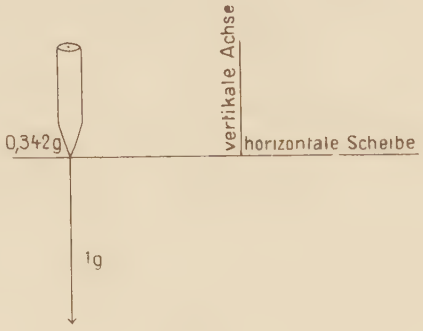


Fig. 13.

1. A. Die Versuchspflanzen werden lotrecht auf horizontaler Scheibe, also parallel zur vertikalen Achse aufgesteckt, so daß längs 1 g wirkt, senkrecht die Fliehkraft 0,342 g.

B. Die Kontrollwurzeln werden um 20° vom Lote abgelenkt: die senkrechte Komponente ist 0,342 g, die Längskomponente 0,9397.

Länge der Wurzeln 2—2,5 cm. Temperatur 18° C. Je 8 Wurzeln. Die Einwirkungsdauer beträgt 18 Minuten.

60 Minuten nach Beginn der Einwirkung sind A und B gleichmäßig leicht gekrümmt; nach 130 Minuten wieder gerade.

2. Derselbe Versuch mit kürzeren Wurzeln wiederholt. Länge 1,5—2 cm. Temperatur 18° C. Je 8 Wurzeln. Einwirkungsdauer 18 Minuten.

Nach 50 Minuten A und B leicht asymmetrisch
„ 65 „ A „ B asymmetrisch
„ 85 „ A „ B leicht gekrümmt
„ 120 „ A „ B gerade.

3. A wie bei 1 aufgesteckt. Fliehkraft gleich 0,1736. B um 10° vom Lot abgelenkt. Senkrechte Komponente ist gleich 0,1736; Längskomponente 0,9848. Wurzellänge 1 — 1,5 cm. Temperatur 17½° C. Je 8 Wurzeln. Einwirkungsdauer 34 Minuten.

Nach 75 Minuten A und B leicht asymmetrisch
„ 90 „ A „ B asymmetrisch
„ 110 „ A „ B asymmetrisch
„ 130 „ A „ B im Rückgang begriffen
„ 150 „ A „ B gerade.

4. Derselbe Versuch. Je 8 Wurzeln. Länge 1—1,5 cm. Temperatur $17^2/_3{}^0$ C. Einwirkungsdauer 50 Minuten.

Nach 50 Minuten A und B leicht asymmetrisch
„ 70 „ A „ B asymmetrisch
„ 100 „ A „ B leicht gekrümmt.

Es reagieren die geschleuderten Wurzeln gleichzeitig und ebenso stark wie die vom Lot abgelenkten.

5. A. Die Versuchswurzeln werden auf vertikaler Scheibe parallel zur horizontalen Achse festgesteckt. Es wirkt senkrecht eine Fliehkraft 0,342; längs greift keine Kraft an.

B. Kontrollwurzeln $20^0$ vom Lote abgelenkt. Die senkrechte Komponente ist 0,342; die Längskomponente 0,9397. Je 8 Wurzeln. Länge 1—1,5 cm. Temperatur $20^0$ C. Einwirkungsdauer 17 Min.

Nach 60 Minuten A und B leicht asymmetrisch
„ 90 „ A „ B asymmetrisch
„ 120 „ A leicht asymmetrisch, B gerade.

6. Die Anordnung bleibt dieselbe wie bei 5. Je 8 Wurzeln. Länge 1,3—1,6 cm. Temperatur $20^0$ C. Einwirkungsdauer 25 Min.

A. Versuchswurzeln. Es wirkt senkrecht die Fliehkraft 0,2588 g; längs keine Kraft.

B. Kontrollwurzeln um $15^0$ vom Lote abgelenkt. Senkrechte Komponente 0,2588; Längskomponente 0,9659.

Nach 60 Minuten A und B asymmetrisch, A eine Spur stärker
„ 80 „ A „ B leicht gekrümmt
„ 100 „ A „ B leicht gekrümmt, A ein Spur stärker
„ 120 „ A „ B im Rückgang begriffen, B schon mehr ausgeglichen.

7. Die Anordnung bleibt dieselbe wie bei 5. Je 8 Wurzeln. Länge 1—1,5 cm. Temperatur $20^0$ C. Einwirkungsdauer 35 Min.

A. Versuchswurzeln. Es wirkt senkrecht die Fliehkraft 0,1736; längs keine.

B. Kontrollwurzeln unter $10^0$ abgelenkt. Senkrechte Komponente 0,1736; Längskomponente 0,9848.

Nach 60 Minuten A und B asymmetrisch
„ 70 „ A „ B leicht gekrümmt
„ 100 „ A leicht gekrümmt, B im Rückgang begriffen.

8. Derselbe Versuch. Temperatur 19° C.
Nach 60 Minuten A und B asymmetrisch
„ 80 „ A leicht gekrümmt, B schwächer gekrümmt
„ 100 „ A „ „ B im Rückgang begriffen.

Aus diesen Versuchen ist ersichtlich, daß wir nur dann gleiche Reaktion bei geschleuderten und vom Lote abgelenkten Wurzeln bekommen, wenn in beiden Fällen in der Längsrichtung eine gleich große Kraft wirkt, entweder direkt oder als konstruierte Längskomponente. Die Versuchsanordnung von Pekelharing entsprach dieser Forderung. Aus den Abbildungen ist ersichtlich, daß die Objekte bei ihren Versuchen parallel zur Achse standen, die bald vertikal, bald horizontal orientiert war. Die etwas stärkere Reaktion, die bei Rotation um die horizontale Achse eintreten muß, kann selbstverständlich leicht entgehen, wenn nicht besonders darauf geachtet wird und die Versuchsobjekte (P. benutzte *Avena*-Keimlinge) eine so genaue Bestimmung der Reaktionsgröße nicht zulassen, wie die Lupinenwurzeln. Es zeigen die Versuche, daß der diffuse Angriff der Schwerkraft g den einseitig wirkenden Reiz beeinflußt, auch wenn dieser kleiner als g ist. Bachs Erklärung kann also nicht gelten. Zentrifugalkräfte haben denselben Erfolg, wie die entsprechende senkrechte Komponente bei Ablenkungsversuchen, wenn nur die in die Längsachse des Organs fallenden Kräfte gleich sind. Wird die Längskraft bei Zentrifugalversuchen gleich 0, so tritt eine stärkere Reaktion auf, als bei den entsprechenden Ablenkungsversuchen, in denen ja auch eine Längskomponente wirkt. Es müssen demnach doch, wie Pekelharing bemerkt, die abweichenden Resultate Bachs einem Fehler in der Beobachtung oder Versuchsanordnung zugeschrieben werden.

## Diskussion der Ergebnisse des II. Teils.

Die im II. Teil angegebenen Versuche haben gezeigt, daß die Schwerkraft ein geotropisches Organ beeinflußt, wenn sie in der Längsrichtung angreift. Die Fälle, in denen die Wirkung der längsangreifenden Schwerkraft hervortrat, seien zusammengestellt:

1. Werden horizontal liegende Wurzeln in der Längsrichtung durch die Fliehkraft gereizt, so wird die Reaktion auf den Schwerereiz dadurch gehemmt.

2. Werden aufrecht stehende Wurzeln einseitig senkrecht zur Organachse durch die Fliehkraft gereizt, so wird die Reaktion auf diesen Reiz durch die gleichzeitig in der Längsachse wirkende Schwerkraft gehemmt.

3. Werden Wurzeln intermittierend in der Horizontallage gereizt, so wird der Effekt dieser Reizung vermindert, wenn in den Pausen an Stelle der Schwerkraft g eine Fliehkraft $> g$ in der Längsrichtung angreift.

4. Greift die Schwerkraft ein geotropisches Organ unter einem Winkel an, so entspricht ihr Effekt nicht dem Effekt der senkrechten Komponente, vielmehr ist er geringer.

In allen unter 1—4 aufgezählten Fällen macht sich die Hemmung in einer Verlängerung der Reaktionszeit und einer Verminderung der Nachwirkungskrümmung bemerkbar.

### 1. Messung der Hemmungsgröße.

Wie messen wir nun die Größe der Reaktion auf einen Längsreiz? Da sie als Hemmung sichtbar wird, müssen wir also die Hemmungsgröße bestimmen, d. h. wir müssen messen, um wie viel die sichtbare Reaktion auf einen bekannten tropistischen Schwerereiz gehemmt wird. Da wir nun aber die Abhängigkeit der Krümmungsgröße von der Stärke der Reizung nicht zahlenmäßig ausdrücken können, so kann sie uns nicht als Maß dienen. Wir müssen daher die Reizmengen vergleichen, die nötig sind, um denselben Effekt hervorzurufen bei verschieden starkem Längsreiz. Die Frage wäre also: Wie groß müssen die Reizmengen sein, die durch die senkrecht angreifenden Kräfte zugeführt werden, um denselben sichtbaren Effekt hervorzurufen, wenn in der Längsrichtung einmal 0 g, das andere Mal n g wirken. Reize ich Wurzeln einseitig, senkrecht zur Organachse mit 1 g, während in dem einen Fall in der Längsrichtung 0 g, im andern 1 g wirken, so müssen sich die Expositionszeiten ungefähr wie 2 : 3 verhalten, wenn die sichtbare Reaktion in beiden Fällen gleich sein soll. Da die senkrecht angreifenden Kräfte gleich groß sind, so verhalten sich auch die Reizmengen wie 2 : 3. Wird nun die in der Längsrichtung angreifende Kraft größer, z. B. 2 g, so wird in jeder Zeiteinheit eine

doppelt so große Reizmenge zugeführt, als bei 1 g Längsreizung. Ich muß also auch senkrecht eine größere Reizmenge zuführen. Da es sich um die Schwerkraft handelt, so kann ich die Reizmenge nur durch Verlängerung der Einwirkungsdauer vergrößern; dadurch wird aber auch die längs zugeführte Reizmenge gesteigert, so daß sie in keinem einfachen Verhältnis mehr steht zu der Reizmenge, die 1 g Längsreiz zuführt. Eine Lösung der Frage nach der Größe der Hemmung ist bei diesem Verfahren nur für den Längsreiz 1 g möglich; für die anderen Fälle erst dann, wenn wir die senkrecht zugeführte Reizmenge durch Änderung der Intensität variieren können. Die Frage wäre dann so stellen: Wie groß muß die Intensität der senkrechten Kraft sein, um bei n g Längsreizung bei ganz bestimmter Einwirkungsdauer eine Nachwirkung hervorzurufen, die derjenigen entspricht, die ein senkrechter Reiz von der Intensität g, bei 0 g Längsreizung und gleicher Einwirkungsdauer hat? Solche Versuche habe ich bis jetzt nicht ausgeführt.

### 2. Art und Weise der Schwerkraftwirkung in der Längsrichtung.

Über die Natur des Längsreizes etwas Bestimmtes zu sagen, ist zurzeit nicht möglich, da die Erscheinung einstweilen ohne nähere Analogie dasteht. Man könnte vielleicht auf gewisse bei *Cucurbitaceen*-Ranken festgestellte Tatsachen hinweisen. Die Unterseite der Ranken reagiert bekanntlich mit einer Krümmungsbewegung, wenn sie durch Kontakt gereizt wird. Reizen wir aber die Oberseite, so bleibt eine sichtbare Reaktion aus. Da aber ein Reiz der Oberseite den der Unterseite zu hemmen vermag, schreiben wir auch der Oberseite Perzeptionsfähigkeit zu und bezeichnen den Reiz als Hemmungsreiz. Ob wirklich diese Erscheinung mit dem Längsreiz der Schwerkraft eine Ähnlichkeit hat, wissen wir nicht sicher. Jedenfalls ist hervorzuheben, daß ein Unterschied zwischen beiden besteht. Eine Schwerkraftwirkung in der Längsrichtung kann unmöglich einen tropistischen Erfolg haben; sie kann also nur als allseitig gleiche, also als Hemmung oder Förderung auftreten. Dagegen ist der zur Hemmung führende Reiz bei den Ranken ein einseitiger und ein solcher könnte ja — wie die Unterseite zeigt — in der Tat tropistisch wirken.

Aber wenn auch die Ähnlichkeit zwischen beiden Erscheinungen eine tiefere sein sollte, so nützt uns das für die Deutung der Schwerkraftwirkung in der Längsrichtung nicht viel, da eben

die Hemmungswirkung des Kontaktes bei den Ranken ihrerseits auch noch gänzlich unklar ist.

### 3. Beziehungen zur Statolithentheorie.

In den letzten Jahren sind zahlreiche morphologische und physiologische Arbeiten ausgeführt worden, um die Haberlandt-Němecsche Statolithenlehre des Geotropismus, nach welcher Stärkekörner die Vermittler des Schwerereizes sein sollen, zu prüfen. Da nun hier eine Wirkung der Schwerkraft in der Längsrichtung orthotroper Organe zum erstenmal experimentell nachgewiesen ist, so liegt es nahe, zu untersuchen, ob diese Tatsache für oder gegen die genannte Theorie spricht. Eine solche Untersuchung ist um so notwendiger, als man ohne nähere Überlegung wohl leicht dazu neigen könnte, in meinen Befunden eine entschiedene Bestätigung der Statolithentheorie zu erblicken. Denn man könnte sagen, daß die hemmende Wirkung der längsgerichteten Schwerkraft dadurch bedingt sei, daß alle Stärkekörner an die untere Querwand der Zelle angepreßt werden und deshalb auf die allein sensible Längswand keinen Druck auszuüben vermögen. Eine solche Annahme hätte übrigens auch noch eine über die Statolithentheorie hinausreichende Bedeutung; denn sie würde sagen, daß die in der Längsrichtung des Organs wirkende Schwerkraft gar nicht als Reiz auf die Pflanze wirke, sondern rein mechanisch, indem sie die Druckwirkung auf die sensible Haut verhindert.

Es ist klar, daß für unsere Frage nur verlagerungsfähige Statolithen in Betracht kommen, also nur die Statolithentheorie in ihrer ursprünglichen Fassung ins Auge gefaßt werden kann. Dabei zeigt sich nun, daß die Theorie sehr wenig scharf umgrenzt ist. Es fragt sich, was eigentlich maßgebend für den physiologischen Erfolg des Druckes von Stärkekörnern ist.

1. Spielt die Zahl der Körner eine Rolle?
2. Kommt es auf die Größe der gedrückten Fläche an?
3. Ist die Stelle, auf die sie drücken, von Bedeutung?

Gegen die Annahme, daß die Zahl der Stärkekörner oder die Größe der durch sie gedrückten Fläche bei der Schwerereizung eine wesentliche Bedeutung haben, sprechen die Versuche mit kleinen Fliehkräften. Es tritt ja hier keine deutliche Ansammlung der Stärkekörner ein. Da der Reiz trotzdem perzipiert wird und, das sei ganz besonders betont, der Effekt entsprechend dem Reizmengengesetz ausfällt, ist bewiesen, daß es auf eine Ansammlung

gar nicht ankommt, sondern daß auch vereinzelte Körner zur erfolgreichen Druckvermittlung genügen müssen. Daraus ersehen wir, daß die geringere Anzahl der Stärkekörner und die kleine Ausdehnung der gereizten Fläche die Hemmung der Reaktion bei Längsreizung nicht erklären kann.

Kommt es nun nicht auf die Zahl der Körner, noch auf die Größe der gereizten Fläche an, so bleibt noch folgende Möglichkeit: die Reizwirkung ist zwar von den beiden vorher erwähnten Faktoren nicht abhängig, wohl aber von der Stelle, an der die Stärkekörner wirken. Die unter 3 gestellte Frage wäre also zu bejahen. Wir müßten die Annahme machen, daß ein Druck auf die Längswand am unteren Ende der Zelle geringer wirkt. Nun ist aber die Hemmung der Reaktion auch bei Längsreizung in der inversen Lage bemerkbar; die Empfindlichkeit müßte demnach in der Hautschicht nach unten und oben abnehmen, also in der Mitte ein Maximum erreichen. Aber auch damit stehen die Versuche nicht in Einklang. Denn es nimmt ja die Hemmung bei Vergrößerung der Längskraft immer mehr zu, obwohl von ungefähr 5 g Längsreizung ab alle Stärkekörner der unteren Querwand angelagert sind. Der verschiedene Ausfall der Reaktion bei 5 g und 10 g Längsreizung könnte also nicht auf eine verschiedene Lagerung der Stärkekörner zurückgeführt werden.

Aus diesen Erörterungen sehen wir, daß die Statolithentheorie in ihrer ursprünglichen Fassung keine Lösung zu bieten vermag, wie sich der geotropische Vorgang bei Längsreizung abspielt. Wollen wir dennoch mit ihrer Hilfe zu einer Vorstellung kommen, die wenigstens bis jetzt durch die Tatsachen nicht widerlegt ist, so müssen wir sie erweitern durch die Annahme der Empfindlichkeit der unteren und oberen Querwände. Dann können wir sagen: die wenigen Stärkekörner, die bei der Längsreizung der Längswand angelagert sind, genügen allerdings, um die Reaktion auf den einseitigen senkrechten Reiz in vollstem Maß auszulösen; dieser einseitige Reiz aber wird durch den ebenfalls perzipierten Längsreiz gehemmt, und zwar umso mehr, je größer dieser ist.

Die Annahme der Empfindlichkeit der Querwände, die wir machen müssen, wenn die Stärkekörner den Wert für den geotropischen Vorgang haben sollen, den ihnen die Statolithentheorie zulegt, hat nun aber zur Folge, daß wir weder ihrer Anzahl, noch ihrer Verteilung auf der sensiblen Hautschicht, noch der Größe der gereizten Fläche irgendeine wesentliche Bedeutung beimessen

können. Nun erschienen die Stärkekörner deshalb ganz besonders geeignet zur Teilnahme am geotropischen Reizprozeß, weil gerade mit der Variabilität der drei obengenannten Faktoren die Verschiedenheiten der geotropischen Reaktion hätten erklärt werden können. Damit verliert die Vorstellung, daß bewegliche Stärkekörner den Druck vermitteln, viel an Einfachheit. Was ihr zurzeit einen gewissen Vorzug vor anderen Anschauungen verleiht, ist die Sichtbarkeit der Stärkekörner, nicht aber ihre Beweglichkeit.

Überlegen wir uns nun noch, auf welche Weise wohl die Stärkekörner reizauslösend wirken könnten, so ist die Annahme einer Kontaktreizung naheliegend. Bei einem Kontaktreiz handelt es sich um Differenzen in der Druckgröße benachbarter Punkte. Nun wären ja Stärkekörner vielleicht geeignet, „durch den Druck an einzelnen Punkten eine lokalisierte Deformation, also ein steiles Druckgefälle herzustellen“ (Pfeffer). Jedoch gegen eine derartige Wirkungsweise spricht die Gültigkeit des Reizmengengesetzes; denn wenn auch bei Kontaktreiz die Intensität des Druckes nicht ohne Bedeutung ist, so besteht doch nicht das einfache Verhältnis, welches das Reizmengengesetz ausdrückt (Kniep, Handwörterbuch). Kann es sich also bei den Stärkekörnern nicht um einen Kontaktreiz handeln, so bleibt die Möglichkeit, daß sie durch statischen Druck den Reizprozeß auszulösen vermögen. Jedoch sei bemerkt, daß auch diese Annahme nicht sehr wahrscheinlich ist, da, wie wir sahen, die Anzahl der Körner für die Höhe der Reaktion nicht von Bedeutung ist.

Es wären also spezifisch schwerere Körperchen, die dauernd, also unbeweglich der ganzen sensiblen Hautschicht anliegen, welche Lage diese auch einnehmen mag, günstigere Vermittler; vor allem wären sie imstande, die Schnelligkeit der Perzeption leichter zu erklären. Es sei noch erwähnt, daß der Druck nicht unbedingt durch Körperchen außerhalb der sensiblen Schicht vermittelt werden muß, seien es bewegliche oder unbewegliche. Die primäre Wirkung der Schwerkraft könnte in einer Veränderung der diskreten Struktur des sensiblen Plasmas selbst liegen. Eine Entscheidung läßt sich auf Grund unserer bisherigen Experimente nicht treffen.

## Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Versuche haben gezeigt, daß der Effekt eines tropistischen Schwerereizes weder durch vorhergegangenen, noch nachträg-

lichen, noch gleichzeitigen diffusen Angriff der Schwerkraft modifiziert wird. Und zwar wurde dies für diffus wirkende Kräfte kleiner oder größer als g gefunden (0,6 — 20 g). Die Inanspruchnahme durch diffus wirkende Schwerkraft hat innerhalb dieser Grenzen also keinen Einfluß auf die Reaktionsfähigkeit eines geotropischen Organs, d. h. der diffuse Schwerereiz wirkt nicht tonisch. Damit haben wir einen neuen wesentlichen Unterschied zwischen Licht und Schwerewirkung festgestellt.

2. Es wird allgemein angenommen, daß die primäre Schwerewirkung in einer Druckwirkung besteht. Lassen wir nun eine Kraft von ungefähr 20 g allseitig angreifen, so wird dadurch der Effekt einer einseitig wirkenden Kraft von 1 g nicht beeinträchtigt. Daraus schließen wir, daß die Empfindlichkeit des geotropischen Organes für einen einseitigen Druck nicht erhöht noch vermindert wird durch einen allseitigen 20 mal größeren Druck.

Gelangt diese primäre, rein physikalische Druckwirkung zur Perzeption, so wird durch die Perzeption des allseitigen Reizes, die des einseitigen weder gehemmt noch beschleunigt: das Webersche Gesetz gilt nicht für die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit.

3. Die Annahme, daß die Schwerkraft bei diffusem Angriff tonisch wirkt, finden wir bei Bach. Da diese Annahme nicht richtig ist, so kann die Erklärung, die Bach für das von ihm gefundene verschieden schnelle Anwachsen der Präsentationszeiten bei Ablenkungs- und Zentrifugalversuchen gibt, nicht richtig sein. Pekelharings Versuche und die meinen zeigen, daß der von Bach konstatierte Unterschied nicht besteht. Kleine Zentrifugalkräfte haben bei exakter Versuchsanordnung denselben Effekt wie die Schwerkraft, die unter einem entsprechenden Winkel angreift.

4. Wirkt eine Fliehkraft in der Längsrichtung eines geotropischen, orthotropen Organs, so hemmt sie den Effekt eines gleichzeitig wirkenden einseitigen, senkrechten Schwerereizes: und zwar um so mehr, je größer die Längskraft im Verhältnis zur senkrechten Kraft ist. Wir können deshalb den Längsreiz als einen Hemmungsreiz bezeichnen.

5. Damit erklärt sich auch das frühere Auftreten und die größere Intensität der Nachwirkung bei Objekten, die nach der Induktion parallel zur horizontalen Klinostatenachse rotiert werden, gegenüber solchen, die nach der Induktion vertikal gestellt werden:

hier wirkt die Schwerkraft in der Längsrichtung dem zuvor induzierten Reiz entgegen. Sie sind also schon vor jedem Krümmungsbeginn im Nachteil gegenüber den rotierten Exemplaren.

6. Da bei Vertikalstellung die Pflanzen sich in einer Reizlage befinden, müssen sie parallel zur horizontalen Achse rotiert werden, wenn der Ausgleich einer Krümmung durch den Autotropimus untersucht werden soll. Dasselbe ist erforderlich, wenn es sich um Bestimmung der Abklangszeit handelt.

7. Wir haben gezeigt, daß der Effekt einer unter einem Winkel angreifenden Kraft nicht der Wirkung ihrer senkrechten Komponente entspricht; vielmehr ist er geringer als diese. Denken wir uns die schräg angreifende Kraft in eine senkrechte und eine Längskomponente zerlegt, so können wir sagen: Die Wirkung der senkrechten Komponente wird durch die Wirkung der Längskomponente gehemmt. Die Wirkung letzterer entspricht der direkt angreifenden Längskraft. Es folgt daraus, daß das Sinusgesetz nicht gilt; auch für Winkel zwischen $90^0$ und $45^0$ nur angenähert. Es ist aber hier der Fehler sehr klein, so daß er in praxi vernachlässigt werden kann, wenn es sich um Kräfte gleich oder kleiner als g handelt.

8. Eine Ablenkung von $90^0$ ist die optimale Reizlage für die Schwerereizung, nicht nur weil die Schwerkraft senkrecht zur Organachse wirkt, sondern auch, weil keine Längskomponente vorhanden ist.

## Literatur-Verzeichnis.

Arisz, W. H., On the connection between stimulus and effect in phototropic curvatures. Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, 1911.

Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äußeren Faktoren. Separat-Abdruck aus den Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, Heft 1, 1907.

Chwolson, Lehrbuch der Physik, Bd. I.

Elfving, Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Separat-Abdr. aus Acta Soc. Scient. Fennic, Bd. 12, 1880. — Über das Verhalten der Grasknoten am Klinostat. Separat-Abdr. aus Öfversigt af finska vetenschaps societetens förhandlingar, 1884.

Fitting, Untersuchung über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903. — Untersuchung über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., 1905, Bd. XLI. — Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena 1913, Bd. 8, Reizerscheinungen bei Pflanzen (Tropismen).

Hering, Untersuchung über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XL.

Jost, Studien über Geotropismus. I. Die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze; II. (mit R. Stoppel) Die Veränderung der geotrop. Reaktion durch Schleuderkraft. Zeitschr. f. Botanik, 4. Jahrg., 1912.

Kniep, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 8, 1913 (Reizerscheinungen bei Pflanzen [Nastien]).

Luxburg, H., Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., 1905, Bd. XLI.

Miehe, H., Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. 37.

Müller, N. J. C., Botanische Zeitung, 1871.

Noll, Über heterogene Induktion, 1892.

Oltmanns, Flora, Bd. 83, 1897.

Pfeffer, Physiologie I u. II, 1897 u. 1904: Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. der Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte, 65, Nürnberg 1893.

Polowzow, Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen, 1909.

Pringsheim, Ernst, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Sonderabdruck aus Beiträge zur Biologie d. Pflanzen, 1907. — Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit, II. Mitteil. Sonderabdruck aus Beiträge zur Biologie d. Pflanzen.

Richter, Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora, 1894.

Rutten-Pekelharing, Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Extrait du Recueil des Travaux botaniques Néerlandais, Vol. VII, 1910.

Sachs, Lehrbuch der Botanik.

Schwarz, Fr., Der Einfluß der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen. Unters. aus dem bot. Institut zu Tübingen, 1881, Bd. I, 1. Heft.

Die Versuche zur vorliegenden Arbeit wurden im botanischen Institut der Universität Straßburg ausgeführt.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. Dr. Jost meinen herzlichsten Dank auszusprechen für alles, was ich ihm im allgemeinen, wie bei Ausführung dieser Arbeit im besonderen schulde. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Kniep und Herrn Prof. Dr. Hannig für das rege Interesse, das sie dieser Arbeit entgegenbrachten.

# Inhaltsübersicht.


Seite

Einleitung . . . . . 1

I. Teil. Allseitige Reizung . . . . . 3

1. Material . . . . . 3

2. Apparat . . . . . 4

3. Beurteilung der Reizgröße . . . . . 5

4. Versuche . . . . . 7

A. Einseitige Induktion mit vorhergehender allseitiger Reizung . . . . . 7

B. Allseitige Reizung nach vorhergegangener einseitiger Induktion . . . . 9

C. Allseitige Reizung und gleichzeitige einseitige Induktion . . . . . 11

1. Apparat . . . . . 11

2. Über die Beziehungen beider Kräfte zueinander . . . . . 12

3. Versuche . . . . . 14

Diskussion der Ergebnisse . . . . . 16

II. Teil. Längsreizung . . . . . 18

A. Über die Wirkung der Längskraft . . . . . 18

1. Literatur . . . . . 18

2. Methode . . . . . 20

3. Apparat . . . . . 21

4. Versuche . . . . . 22

B. Über die Wirkung der schräg angreifenden Kraft . . . . . 33

1. Vorversuche . . . . . 34

2. Beziehung zum Sinusgesetz . . . . . 35

C. Über die Wirkung kleiner Fliehkräfte . . . . . 40

1. Versuchsergebnisse von Bach und Pekelharing . . . . . 40

2. Eigene Versuche . . . . . 42

Diskussion der Ergebnisse . . . . . 45

1. Messung der Hemmungsgröße . . . . . 46

2. Art und Weise der Schwerkraftwirkung in der Längsrichtung . . . 47

3. Beziehungen zur Statolithentheorie . . . . . 48

Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . . 50

Literatur-Verzeichnis . . . . . 52

# Lebenslauf.

Ich, Marie-Marthe Riß, wurde am 29. Dezember 1888 zu Colmar i. Els. geboren und im ev.-luth. Glauben getauft. Ich besuchte die städt. höhere Mädchenschule meiner Vaterstadt bis 1904. Vom Herbst 1904 bis Herbst 1907 nahm ich teil an den Realgymnasialkursen für Mädchen in Straßburg i. Els. und legte nach einjährigem Besuch der Oberprima des Lyzeums in Straßburg die Reifeprüfung ab. Seit Herbst 1908 bin ich an der Kaiser-Wilhelm-Universität Straßburg immatrikuliert.

Vorlesungen und Praktika hatte ich bei den folgenden Herren, denen ich allen zu Dank verpflichtet bin: Braun, Breßlau, Bücking, Döderlein, Fitting, Goette, Hannig, Jost, Kniep, Krause, Thiele, Wedekind.